

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**PATRONES ECOLÓGICOS EN POBLACIONES
PERIFÉRICAS DE UN AVE DE ECOSISTEMAS
SUBDESÉRTICOS, EL CAMACHUELO
TROMPETERO “BUCANETES GITHAGINEUS”.**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Rafael Barrientos Yuste

Bajo la dirección de los doctores

Andrés Barbosa Alcón
Francisco Valera Hernández

Madrid, 2009

- ISBN:978-84-692-7192-6

**PATRONES ECOLÓGICOS EN POBLACIONES
PERIFÉRICAS DE UN AVE DE ECOSISTEMAS
SUBDESÉRTICOS, EL CAMACHUELO TROMPETERO
*BUCANETES GITHAGINEUS***

Rafael Barrientos Yuste

Tesis Doctoral 2009

Dpto. de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

Dpto. Ecología Funcional y Evolutiva
Estación Experimental de Zonas Áridas
Consejo Superior de Investigaciones Científicas



Memoria presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid por Rafael Barrientos Yuste, dirigida por Andrés Barbosa Alcón y Francisco Valera Hernández de la Estación Experimental de Zonas Áridas-CSIC

Madrid, Enero 2009

El Doctorando

Vº Bº del Director

Vº Bº del Director

Rafael Barrientos Yuste

Andrés Barbosa Alcón

Francisco Valera Hernández

A mi família

A Magda

ÍNDICE

Agradecimientos.....	5
Introducción.....	10
Especie de estudio.....	19
Zona de estudio.....	20
Metodología general.....	24
Objetivos e hipótesis.....	25
Capítulo 1: Patrones de colonización y estructura genética de las poblaciones periféricas de camachuelo trompetero (<i>Bucanetes githagineus</i>) del noroeste de África, las Islas Canarias y la Península Ibérica.....	31
Capítulo 2: Características del nido, selección del lugar de nidificación y conjunto de depredadores: comparando las estrategias en el continente y en islas.....	53
Capítulo 3: Biología reproductora del camachuelo trompetero en la periferia de su rango de distribución: un estudio con una población continental en expansión y una insular.....	78
Capítulo 4: La temperatura pero no la lluvia influye en la fenología reproductora de un ave de desierto, el camachuelo trompetero (<i>Bucanetes githagineus</i>).....	90
Capítulo 5: Biogeografía de los hemo- y ectoparásitos en el camachuelo trompetero: una evaluación del efecto isla y la hipótesis de la pérdida de enemigos.....	104
Capítulo 6: Variación geográfica en la morfología de un paseriforme con poblaciones continentales en expansión e insulares.....	134
Discusión integradora.....	167
Conclusiones.....	170
Referencias.....	172

AGRADECIMIENTOS

Me encuentro ante las que seguramente sean las palabras más complicadas de escribir de toda la Tesis. Han sido más de cinco años en los que hay muchas cosas que agradecer a muchas personas. Por tanto, hay que ser agradecido pero sin caer en ser empalagoso, hay que hacer memoria para no dejarse a nadie en el tintero. La *Introducción* es una revisión de algo que ya han dicho otros. Los *Objetivos*, *Discusión integradora* y *Conclusiones* se deducen de los *Capítulos* y éstos se acabarán publicando como artículos en alguna parte. Por tanto, los *Agradecimientos* son la parte más exclusiva y personal de la tesis. Pero es que además, ¿qué es lo primero –a veces lo único- que hará una persona la primera vez que le caiga esta tesis en las manos? Pues precisamente buscarse en los *Agradecimientos*... Habrá que ir, por tanto, despacito y con buena letra.

Lógicamente a los primeros que hay que agradecer la oportunidad brindada para hacer la tesis doctoral es a mis directores: Andrés, Paco y Lali. Aunque oficialmente fueron sólo los dos primeros, yo nunca noté tales diferencias. Sin su confianza, sin sus enseñanzas y, claro, sin la beca asociada al proyecto, yo nunca hubiera realizado esta tesis con este pajarillo de nombre cachondo llamado camachuelo trompetero. Recuerdo perfectamente que el día que decidí solicitar la beca, lo primero que hice fue buscar en el Aves Ibéricas qué se sabía sobre este bicho, ya que por aquel entonces yo sabía que era un pajarillo de zonas áridas y poco más... Gran parte de lo que se sabe hasta ahora de esta especie proviene de la tesis de Carmen, “la camachuela” sin cuyo apoyo todo hubiera sido más difícil en los amaneceres taberneros. Hemos pasado frío en los madrugones, mucho calor anillando o haciendo *cuadrados* eternos, nos hemos aburrido cuando no caía nada, pero Carmen siempre tuvo una sonrisa. Jesús también nos echó

una mano en no pocos madrugones y siempre tuvo buenas palabras, además de varias de las fotos que adornan esta tesis. ¿Y qué decir del Sr. Lorenzo? Pues que siempre nos llevó por el buen camino -incluso literalmente un par de veces que estuvimos a punto de despeñarnos por esos barrancos desérticos-, a veces teniendo que recurrir a los *murrillazos* o a una *mata pinchos*.

Una de las mejores cosas que ha tenido esta beca ha sido que me ha permitido hacer estancias en lugares muy diversos. En el Museo, en Madrid, con Sonia descubrí las cocinillas de los análisis genéticos en el laboratorio y coincidí con gente tan estupenda como Elisa, Judith, Óscar, Gustavo, Isabel, Natalia, María José, Lucía, Cristina, Elena, Diego... con los que sigo coincidiendo de congreso en congreso. En Pádova, con Lorenzo y con *la Fede* aprendí a manejarme con los microsatélites y las secuencias de ADN. Además Natacha, Ciara, Erika, Maximiliano, Steffi, Mateo, Andrea y el resto de italianos hicieron que la estancia fuera sobre ruedas en el *Ufficio Biodiversità. Microsatellite per tutti! Una faccia, una razza...* En Fuerteventura me pasé tres meses detrás de los *pispos mayoreros*, pero lo más importante es que hice unos amigos cojonudos como Marta, Juancarra, David, Feluco, Alejo, Jose y Manolo, que aguantaron siempre con una sonrisa los *basilonsitos* de este *godo hediondo*. ¡A ver si celebramos esta tesis en un buen *guachinche*! Domingo y Guillermo también nos echaron una mano capturando los pispos en las islas afortunadas. En un principio, en Finlandia todo se presentaba un poco negro, no sólo por las pocas horas de luz de finales del invierno, sino por ir a un país donde no conoces el idioma, las costumbres, vas a manejar unas técnicas tan tremendamente complejas como las genéticas... y que te recibe a -27°C. Sin embargo, una vez allí con Laura todo fue perfecto y el primer capítulo de la tesis así lo demuestra. Sin duda Laura fue la finlandesa menos ‘finlandesa que conocí’. *Kiitos, Laura!* Pero es que además, me llegué a sentir como en casa con

David y Sandra, Jaime (el tiet Jauma), July, Päivi, Iker, Marek y sus *cassubians*...
gracias / gràcies / eskerrik asko a todos.

Pero si algo me ha quedado claro en estos años es que lo más importante no es la Ciencia en sí, sino todo lo que le rodea. La gente que trabaja contigo, que se preocupa por ti, que te hace con toda su buena intención la pregunta más odiada por quién se siente en capilla: “¿Tienes ya fecha?”. O que cuando vas a ver la defensa de la tesis de algún compañero te dice, como si de una boda se tratase, “Bueno, el próximo eres tú, ¿no?”. En primer lugar, un recuerdo muy muy especial para los becarios que sufrieron, sufren o sufrirán conmigo las exigencias de sus respectivas tesis como Juande (¿nos hacemos un chino con Mc Furry de postre?) y Carmen, Paco Pa, Magda, Sara, Rado, Vero, Cris, Sergio, Ashraf, Ana y Luis, Olga, Mónica, Rosy, Miguel (er Calero), Pepa, Ana, Lupe, Iván, Laura, Sebas, Carlos, Rubén, Bea, Laura, Sonia, João, Belén, Rocío, Kapi...

También hay que agradecerles a los “mayores” –que sí, que alguna vez fueron becarios también, pero lo mismo ellos ya ni se acuerdan- que se interesaran por mí, que me apoyaran o ayudaran, como Jordi y Eva, Miguel Ángel, Juan, Javier, Teresa, Jesús y Desi, Paco y un recuerdo muy muy especial para Ana y Emiliano.

Nunca he tenido muy claro si Almería era una especie de sucursal de Granada o viceversa, pero el caso es que tengo muchas cosas que agradecer a mucha gente de aquí o de allí como a María, Lies, David, Tomás, Juanma, Juanga y Cristina, Manolo, Juan Diego, Olivia, Natacha, Pablo, Mac.

Pero como la Ciencia es mucho más que Ciencia, pues no se que hubiera sido de mí durante estos años sin lo que se preocuparon por mí y los cables que a menudo me echaron Andrés, Olga, Ramón, Sebas, Alfredo, Manolo, Mari Carmen, Sonia, Javi, Juan,

Ángeles, Paquita, Ana, Luisa, Marcela... El apoyo y amistad de José María, Alex, Isabel, María José y Montse también fue fundamental en muchos momentos.

Si me he olvidado de alguien sin querer o no he sido lo suficientemente emotivo con alguien, espero que lo sepa comprender, puesto que el aturullamiento típico de esta fase final, junto con las ganas de acabar ya, lo mismo me han jugado esa mala pasada.

Y también quiero darles las gracias por aguantarme y apoyarme a partes iguales a la gente de Madrid y Toledo, a los amigos de la carrera (¡visita proyectoavis.com!) como Edu, Juan, Jose y Charo, José Carlos y Nieves, Max, Mauro. A mis *concejalas* Virginia, Rocío y Ana. Imprescindible fue también el apoyo de Marta, Conchi, Fernando y Josepe. Luis, Iris y Marco siempre andan renegando de los científicos, pero de ninguna manera podían faltar en esta sección. Gema me mandó las viñetas del PhD humor que cierran esta tesis. La gente de Doñana, como Espe, Carmen, Marta, Miriam, Jacinto y Gema, Carlos, Juan Carlos y Sonia, Maritxu y Néstor, Manuela y Fran siempre estuvieron ahí a pesar de la distancia. Un recuerdo especial para los amigos del instituto como Javi, César, Pilar, Isabel y los de la urba como Tomás, Coco, Carlos y Juan con sus respectivas parejas. José Manuel y Carlos me permitieron trabajar en Quintos y así poder llegar a fin de mes en los peores momentos de la (ya no) beca. Emilio, Sara, Julián y Jorge estuvieron siempre ahí y me comprendieron y apoyaron a partes iguales.

Y como las bases de esta tesis se fraguaron hace casi treinta años, vaya desde aquí un recuerdo para Félix Rodríguez de la Fuente y su mítica serie “El hombre y la Tierra”, ya que es justo reconocer que si muchos de los de mi generación estamos hoy aquí metidos en esto es debido a su programa. Vale que tuvo sus errores hoy en día impensables, pero pocas aventuras han tenido tanta influencia en el futuro profesional de una persona como las de *maese raposo*, *el pirata de la espesura* o *los matadores*

inocentes. Y es que conseguir que un mocoso se acabase la cena (¡hasta el borde de la yema del huevo frito!) y se sentase a dos palmos de la tele para ver el programa, ¿eso?, eso no tiene precio...

Y si lo que en un principio fue una fascinación y luego una ambición que se acabó transformando en una profesión fue gracias al apoyo de mi familia. Mis padres, tíos, abuelos, hermanas y prima me animasteis a conservar al cernícalo “*oprimido*”, me enseñasteis a distinguir las cacas de *venao* de las bellotas o la estadística a golpe de chistes, me dejasteis llenar el cuarto de baño de mierdas en remojo. Gracias también a Lorrina, Magdalena y Paco, María José y Jorge por su apoyo.

Y si he conseguido algo verdaderamente valioso a lo largo de estos años de tesis, eso ha sido sin duda la compañía de Magda. Buena conocedora de lo que hacer una tesis significa, tu apoyo ha sido fundamental. Gracias por estar ahí, gracias por no darme siempre la razón (aunque los dos supiéramos que no la tenía), gracias por aguantar cabreos y malas contestaciones, gracias por ser como eres. Así ha sido todo mucho más fácil...

Esta tesis ha sido financiada por la beca FPI BES-2003-0189 y por los proyectos REN2002-00169 del Ministerio de Ciencia y Tecnología y CGL2005-01771 del Ministerio de Educación y Ciencia.

Almería, enero del 2009

INTRODUCCIÓN

Esta tesis se enmarca en el campo de la Biogeografía y su objetivo general es el estudio de patrones ecológicos en distintos tipos de poblaciones periféricas, usando como modelo un ave de ecosistemas subdesérticos, el camachuelo trompetero *Bucanetes githagineus*. Se han estudiado dos tipos de poblaciones periféricas: la primera se trata de una población en expansión y de reciente asentamiento en el sureste peninsular. La segunda habita las islas orientales del archipiélago canario y se encuentra aparentemente estable. Tras esclarecer las relaciones entre ambas poblaciones periféricas y su presumible población fuente, situada en el noroeste del continente africano, se abordan diversas hipótesis biogeográficas que atañen tanto a la especie de estudio en sí (ej. su morfología), como a sus parásitos y a su biología.

Patrones de interconexión poblacional

La distribución de los hábitats susceptibles de ser ocupados por las especies animales rara vez es continua, lo que lleva a la inevitable fragmentación del área ocupada por una especie dentro de su rango de distribución (Wilcove et al. 1986; Lawton 1993). El conocimiento alcanzado en este campo en los últimos años ha llevado a un nuevo marco teórico en el que ya no se habla de poblaciones sino de *metapoblaciones*: grupo de subpoblaciones que ocasionalmente intercambian emigrantes y que pueden ser sujeto de extinciones locales y recolonizaciones por individuos provenientes de las poblaciones vecinas (Levins 1969; Hanski 1998). La estructura espacial de estas subpoblaciones influye sobre ellas tanto como lo puedan hacer las tasas de natalidad o mortalidad, la competencia, la depredación, etc. (Hanski 1998). Por tanto, la *conectividad del paisaje* entre las distintas subpoblaciones (definida

como el grado en el que el paisaje facilita o dificulta el movimiento entre parches de recursos, Taylor et al. 1993) es un elemento clave en la dinámica de la metapoblación por su influencia sobre la dispersión de los individuos entre los distintos parches y, por extensión, sobre la diferenciación genética y morfológica de las distintas subpoblaciones, sobre los patrones de distribución, sobre la dispersión de patógenos entre parches, etc. (Taylor et al. 1993; Hess 1996; With 2004; With et al. 1997, 2006; Moore et al. 2008). Por tanto, un grado suficientemente alto de conectividad puede mantener unidas en la práctica subpoblaciones separadas espacialmente. With et al. (2006) sugieren que si bien los *corredores de hábitat* (estructuras lineales de hábitat favorable que conectan subpoblaciones) pueden unir físicamente poblaciones distantes mediante la denominada *conectividad estructural*, lo más frecuente es que las poblaciones funcionen dentro de un sistema de metapoblaciones gracias a la *conectividad funcional*, esto es, mediante el intercambio de individuos que salvan parches inadecuados. Esto nos lleva a hablar de una conectividad a escala regional.

Cuando la cantidad o calidad del hábitat es insuficiente para mantener en el tiempo una determinada subpoblación que se halla englobada dentro de una metapoblación, dicha subpoblación puede vencer tales limitaciones y persistir en el tiempo mediante la llegada de emigrantes de subpoblaciones vecinas (Pulliam 1988; Hanski 1998). Por tanto, cuando una subpoblación se encuentra dentro de una metapoblación, su dinámica se ve afectada por la de las subpoblaciones vecinas tanto como por la suya propia (Pulliam 1988; Hanski 1998). Las características de una determinada subpoblación dependen de su situación temporal (estable, en expansión o en regresión) y espacial (muchos rasgos de las poblaciones locales pueden ser sólo entendidos haciendo referencia a una escala regional; Gaston 1996) dentro de la dinámica del conjunto. Si los nacimientos superaran a las muertes, la población se podrá

considerar una *población fuente*; si sucede lo contrario, será una *población sumidero* cuya subsistencia dependerá de la inmigración (Hoffman & Blows 1994; Dias 1996; Guo et al. 2005). En el caso concreto de las especies con poblaciones típicamente dinámicas como las aves, un ejemplo clásico de población sumidero han sido las poblaciones periféricas (Grinnell 1922). Entre los principales motivos para esta clasificación como sumideros se encuentra el hecho de que estas poblaciones suelen tener bajos tamaños de puesta –y, por extensión, baja fecundidad- debido a las limitaciones impuestas por vivir en ambientes subóptimos (Slagsvold 1981; Sanz 1998; Fargallo 2004), ya que esas limitaciones son superiores a las ventajas de competir en ambientes con bajas densidades de conespecíficos. Sin embargo, otros autores como por ejemplo Järvinen (1989) y Yom-Tov et al. (1994), no encuentran patrones geográficos en el tamaño de puesta. Sin embargo, en poblaciones en expansión, la relación entre la fecundidad y la densidad de individuos puede variar a lo largo del proceso expansivo (Soutullo et al. 2006).

Rango de distribución, poblaciones periféricas y poblaciones en expansión

Si hay una unidad básica en biogeografía, esa es el *rango de distribución* (Brown et al. 1996). Se entiende por rango de distribución el área geográfica que ocupa una especie de forma habitual (Brown et al. 1996). Los factores que determinan el límite de distribución de una especie han sido escasamente estudiados y, cuando se han podido individualizar, se ha llegado a la conclusión de que éstos suelen ser factores asociados con el estrés (Hoffman & Blows 1994). Dichos factores pueden ser abióticos como la temperatura, pluviosidad, salinidad, etc. o ecológicos como la presencia de competidores, de depredadores, de parásitos, la disponibilidad de alimento, etc. (Hoffman & Blows 1994; Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004); con

frecuencia incluso una interacción de varios. En general, los factores climáticos suelen ser determinantes en poblaciones periféricas, mientras que los factores ecológicos lo son en poblaciones establecidas en hábitats más adecuados, como puedan ser las poblaciones centrales en el rango de distribución de la especie (Hoffman & Blows 1994).

Una notable excepción a esta norma es la que se conoce como *Hipótesis de la Pérdida de Enemigos* (HPE). Esta hipótesis sugiere que la especies invasoras albergan menos parásitos y sufren una menor prevalencia media porque parte de los parásitos se pierden en el proceso colonizador (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004). Algunos autores han señalado que muchos de los parásitos que pierden los hospedadores son especies con *ciclos complejos* puesto que necesitan que todos sus hospedadores intermediarios – o al menos hospedadores sustitutivos- colonicen también esta nueva localidad (Prenter et al. 2004). Según la HPE, el reducido número de parásitos hace que las especies de hospedadores se expandan con mayor facilidad al estar en mejores condiciones físicas (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004) y, por tanto, extiendan paulatinamente el rango de distribución en el que fueron originariamente liberadas. La HPE se ha desarrollado basándose en poblaciones introducidas por el hombre, por lo que algunos estudios han puesto en duda que sea un proceso meramente ecológico, ya que, por ejemplo, es frecuente que el hombre desparasite a los individuos de las poblaciones que introduce (Colautti et al. 2004). Por tanto, la evaluación de la HPE con especies en expansión de manera natural podría arrojar luz sobre los mecanismos que subyacen a esta hipótesis.

Dentro del conjunto de poblaciones que forman el rango de distribución de una especie, se puede definir como *población periférica* a aquella situada en los límites del rango ocupado por la especie de forma habitual. Sin embargo, los rangos de distribución

no son constantes ni en el tiempo ni en el espacio, por lo que una población que hoy es central respecto al rango de distribución mañana puede ser periférica si el rango varía, por ejemplo, debido a cambios ambientales (Guo et al. 2005). Estos cambios pueden provocar modificaciones en los patrones de emigración / inmigración ya que éstos son denso-dependientes y están ligados, por tanto, a la capacidad de carga de las subpoblaciones locales (Guo et al. 2005). El estudio de poblaciones en distintas etapas es básico para llegar a entender los mecanismos involucrados en la variación del tamaño del área distribución (Gaston 1996). Un tipo particular de población periférica son las *poblaciones en expansión*. Las expansiones de los rangos geográficos han sido y son fenómenos habituales en muchas especies como respuesta a cambios climáticos pasados (Hewitt 1999) y presentes (Hughes 2000; Parmesan 2006), debido a modificaciones del hábitat por causas humanas (Okes et al. 2008), al refuerzo de poblaciones en peligro (Ausband & Foresman 2007), etc. Se trata de poblaciones muy dinámicas ya que mientras que en un momento dado se encuentran en el borde de expansión, transcurridas una generaciones, y si la expansión continúa, pasarán a ser poblaciones centrales. Este dinamismo influye también en las características de los ejemplares que las habitan. Así, mientras que los ejemplares con mayor capacidad de dispersión son favorecidos en las primeras etapas de la expansión, una vez que las poblaciones se establecen transcurridas algunas generaciones, la capacidad de dispersión deja de ser una ventaja (Thomas et al. 2001; Travis & Dytham 2002; Simmons & Thomas 2004) y los ejemplares de la población recientemente establecida tienden a parecerse a los de la población fuente (Simmons & Thomas 2004).

Cuando la expansión es muy rápida, la estructura genética de las poblaciones resultantes es bastante homogénea. La sucesión de varios cuellos de botella poblacionales conforme avanza el frente de expansión facilita su homogeneización y la

rápida diferenciación respecto a la población fuente (Hewitt 1999). Se ha sugerido que esta rápida evolución podría resultar en una adaptación al medio de las poblaciones marginales por selección direccional (Blows & Hoffmann 1993) ya que las poblaciones periféricas suelen estar adaptadas a las condiciones locales (Hoffman & Blows 1994). Aunque la eficacia biológica de las poblaciones borde suele ser menor que la de las poblaciones centrales, en su hábitat periférico están mejor adaptadas (Hoffman & Blows 1994; Dias 1996). Por ello, la existencia de flujo de individuos desde las subpoblaciones centrales hacia las periféricas puede hacer que estas últimas fracasen en su adaptación al hábitat porque esa llegada continuada de individuos con genotipos adaptados a las condiciones de las poblaciones centrales, pero no a las de las periféricas, provoque que los individuos de las poblaciones periféricas no evolucionen para adaptarse a las exigencias de su nuevo ambiente ya que continuamente hibridarán con los nuevos colonizadores (Dias 1996; Kirkpatrick & Barton 1997). Esto puede provocar que las poblaciones periféricas se vean abocadas a ser simples sumideros (Dias 1996; Kirkpatrick & Barton 1997). Esto nos lleva a la paradoja de que la subsistencia en el tiempo de estas subpoblaciones periféricas se deba a esos aportes de individuos desde las subpoblaciones fuente (Hoffman & Blows 1994; Dias 1996; Guo et al. 2005). Contrariamente, otros autores sostienen que este aporte genético puede ser necesario para que la adaptación continúe ya que aumenta la diversidad génica disponible en las subpoblaciones periféricas (revisado en Bridle & Vines 2007).

Un caso particular de población periférica: las islas

Al encontrarse rodeadas de un hábitat inadecuado (el mar), sobre todo para los animales no voladores, las poblaciones insulares tienen baja conectividad con otras poblaciones. Esto hace que las islas y, muy especialmente, los archipiélagos, puedan

funcionar también dentro de un sistema de metapoblaciones (e.g. Martínez-Abraín et al. 2003; Banks et al. 2004). El grado de aislamiento de cada isla o archipiélago variará en función de la distancia a la que se encuentren respecto a las otras islas o al continente, siendo este último la fuente más frecuente de individuos colonizadores (Whittaker 1998; Blondel 2000). Así, a mayor distancia, menor número de eventos colonizadores y, por tanto, mayor aislamiento (Whittaker 1998; Blondel 2000). Este grado de aislamiento implica que las islas se caractericen por tener una menor riqueza de especies ya que hay determinadas especies o grupos con escasa capacidad colonizadora (e.g. animales no voladores o de hábitats muy específicos). A nivel intraespecífico los problemas de colonización son, en cierta forma, similares, ya que sólo los individuos con mayor aptitud colonizadora pueden alcanzar las islas (Blondel 2000). Por tanto, las poblaciones que habitan las islas suelen provenir de colonizaciones puntuales desde el continente u otras islas, por lo que con frecuencia sufren el denominado efecto fundador (Whittaker 1998). Al ser la población fundadora un subconjunto normalmente no representativo de la población fuente, la submuestra genética que portan tampoco lo es. Si el número de colonizadores es bajo, sus descendientes tenderán a cruzarse entre familiares, aumentando la consanguinidad y disminuyendo la heterocigosidad. Esto provocará que en pocas generaciones se puedan fijar alelos poco comunes y, por tanto, diferenciarse genéticamente de la población fuente (Beebee & Rowe 2004), dando lugar a una elevada endemidad (véase, por ejemplo, Juan et al. 2000 para las Canarias).

Un grupo de especies que sufren grandes limitaciones a la hora de colonizar las islas son los parásitos. Al menos durante una parte de su vida el *parásito* necesita vivir en el interior o sobre la superficie de otra especie, denominada genéricamente *hospedador*. Esto conlleva que antes de que los parásitos colonicen una isla, deben sobrevivir a un doble cuello de botella: (i) los hospedadores deben llegar en número

suficiente como para establecerse definitivamente. Resulta obvio que si los hospedadores se llegan a extinguir en su intento colonizador, los parásitos lo harán con ellos si no han logrado transmitirse a otras especies; y, (ii) entre los hospedadores que llegan a establecerse, la tasa de infección por el parásito debe ser suficientemente alta como para permitir la reproducción y transmisión del mismo. Diversos estudios que han comparado tasas de parasitación entre islas y continentes han concluido que la riqueza de especies de parásitos es menor en islas que en el continente (el llamado *síndrome de islas*: Fromont et al. 2001; Goüy de Bellocq et al. 2002; Segovia et al. 2007). Las especies de parásitos que se establecen en las islas son aquellas de mayor prevalencia en el continente, ya que la proporción de hospedadores infectados que llegan a la isla será mayor, reduciendo así el efecto fundador. No obstante, es interesante hacer constar que algunos autores han señalado que los parásitos presentes en las islas suelen ser aquellos sin hospedadores intermediarios (Dobson 1988). Éstos son parásitos que se transmiten entre hospedadores por sus propios medios, ya sea en forma adulta o por huevos.

La reducida superficie de las islas en comparación con el continente hace que especies que requieren grandes territorios, como los depredadores, no lleguen a establecerse porque les faltan recursos suficientes para albergar poblaciones viables (Meiri et al. 2005). Esta menor presión depredadora, unida a la mayor estabilidad de los ambientes isleños, hace que la supervivencia adulta de las especies presa sea mayor (Whittaker 1998; Blondel 2000). Una menor mortalidad adulta deriva en una alta densidad de conespecíficos, que por efectos denso-dependientes, provoca que las poblaciones isleñas modifiquen ciertos parámetros reproductores, por ejemplo, el tamaño de puesta se reduce en paseriformes insulares (Martin 1992; Blondel 2000) o la variación de otros parámetros reproductores ya que la presión depredadora condiciona la duración del periodo de estancia de los pollos en el nido (Lack, 1968; Bosque &

Bosque, 1995; Martin, 1995; Yanes & Suárez, 1997) e influye en la productividad mediante la pérdida de nidadas. Además, la empobrecida comunidad de depredadores típica de las islas puede producir cambios conductuales en las especies presa tales como la relajación del comportamiento antidepredador (Blondel 2000).

La reducción en el número de especies que han colonizado las islas y las altas densidades de las especies que sí han llegado a establecerse también tienen su influencia sobre la morfología de las poblaciones insulares. Así, la variación en el tamaño corporal de las poblaciones isleñas respecto a sus congéneres del continente ha sido redefinida recientemente mediante la hipótesis del “tamaño intermedio” (Clegg & Owens 2002): mientras que las especies de pequeño tamaño (roedores, passeriformes) tienden a aumentar de talla, las de mayor tamaño (aves no passeriformes, carnívoros) tienden a reducirla. El aumento de tamaño en pequeños passeriformes ha sido ampliamente estudiado (Grant 1968; Abbott 1974; Clegg & Owens, 2002) y se ha relacionado con una mayor capacidad para la competencia intraespecífica motivada por las altas densidades de conespecíficos que pueblan las islas (Blondel et al. 1988).

La reducción del número de especies competidoras hace que, por ejemplo, haya más recursos a disposición de las especies que sí han conseguido colonizar las islas, por lo que las especies insulares tienden a utilizar también los nichos que en el continente ocupan otras especies. Se ha argumentado que el consistente aumento de la longitud del pico en aves insulares favorece el generalismo trófico (Grant 1965, 1986, 1998; Clegg & Owens 2002), aunque algunos estudios han encontrado que las poblaciones isleñas pueden estar formadas en realidad por un conjunto heterogéneo de individuos especializados, más que por uno homogéneo de generalistas (Werner & Sherry 1987; Scott et al. 2003). En el caso de las especies granívoras, este alargamiento del pico favorece el que se puedan alimentar de un rango mayor de semillas (Grant 1965).

La mayor estabilidad estacional de las localidades insulares hace que fenómenos como la migración o el nomadeo post-reproductor, se vean reducidos o incluso desaparezcan en las poblaciones isleñas (Whittaker 1998; Blondel 2000). En consecuencia, las estructuras implicadas en la dispersión, como es el caso de las alas en los passeriformes, suelen verse reducidas (Fitzpatrick 1998).

Especie de estudio

El camachuelo trompetero es un ave de unos 20 gramos de peso de la familia de los fringílidos, orden Paseriformes. Es una especie característica de las zonas subdesérticas del paleártico occidental, encontrándose irregularmente distribuido desde las Islas Canarias hasta Pakistán (Cramp & Perrins 1994; Fig. 1). Basándose en diferencias morfológicas y de la coloración del plumaje, Cramp & Perrins (1994) describen cuatro subespecies, dos de las cuales *B.g. amantum* (Islas Canarias) y *B.g. zedlitzi* (Noroeste de África y Península Ibérica) habitarían las localidades estudiadas en esta tesis. A lo largo del siglo XX ha ampliado su rango de distribución en distintas regiones como en las Canarias –dónde se encuentra presente hace miles de años en las islas orientales (Castillo et al. 2001), pero sólo recientemente se ha expandido hacia las más occidentales, como El Hierro (Martín et al. 1990)-, Marruecos, Argelia o Israel (Cramp & Perrins 1994). Entre estas expansiones destaca la colonización de la Península Ibérica –y, por extensión, de Europa- durante la segunda mitad del siglo pasado (Carrillo et al. 2007a). Son varias las causas que se han citado como factores que puedan favorecer la expansión de su área de distribución, como el aumento de las zonas agrícolas y los campamentos militares que nutren de agua las zonas desérticas (Cramp & Perrins 1994) o el aumento de la aridez por el cambio climático (Carrillo et al. 2007a). Aunque se considera una especie residente, fuera de la época de cría puede abandonar

sus territorios de reproducción e incluso expandirlos en años en los que se den las condiciones necesarias (Cramp & Perrins 1994; Carrillo 2007). Se trata de una especie con una alimentación estrictamente granívora (Carrillo 2007; Carrillo et al. 2007c) y que, pese a habitar en desiertos, necesita aportes diarios de agua (Cramp & Perrins 1994).

Zona de estudio

El trabajo de campo se realizó en un total de siete localidades (Tabla 1; véase también Figs. 1 y 2). La reproducción se siguió en dos áreas (Tabernas y Fuerteventura). Para los estudios de morfología y parasitismo se añadieron las poblaciones de Lanzarote y Errachidia (Marruecos). Finalmente, el estudio genético se llevó a cabo con las siete poblaciones.

La Península Ibérica se encuentra en el suroeste del continente europeo, estando su región más meridional a distancias variables del continente africano, pero siempre inferiores a los 150 km. Ésta cercanía, unida a la abundancia de hábitat subdesértico en el sureste peninsular (e.g. Peinado et al. 1992), ha posibilitado que la población de camachuelo trompetero que se encuentra en expansión en el norte de África (Cramp & Perrins 1994) haya colonizado la Península recientemente (Carrillo et al. 2007a). Las zonas de estudio en Tabernas, Gorafe o Monnegre ocupan hábitats muy quebrados donde se alternan pronunciados barrancos con zonas más o menos llanas (López-Iborra et al. 2006; Pérez-Contreras & Fernández-Ordoñez 2006; Carrillo 2007) (Fig. 2). Las zonas más altas suelen estar dominadas por espartales de *Stipa sp.* y/o *Lygeum sp.* En las laderas de los barrancos, donde escasea la cobertura vegetal, aparecen matorrales

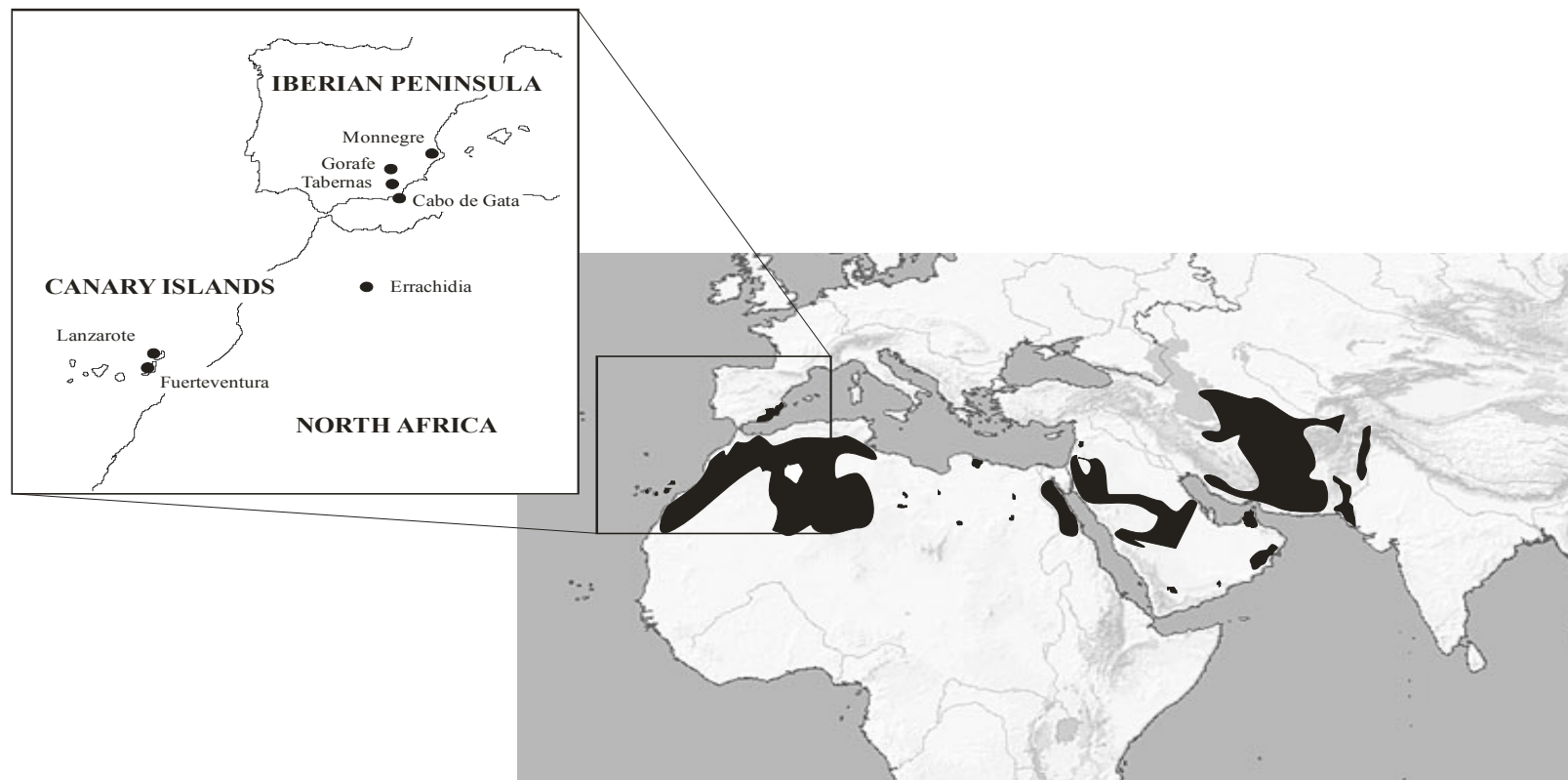


Figura 1.- Distribución mundial del camachuelo trompetero (áreas en negro). Las localidades muestreadas se detallan en el cuadrado destacado.

como *Launaea sp.*, *Artemisia sp.*, *Lycium sp.* o *Salsola sp.* y anuales como *Diploaxis sp.* o *Moricandia sp.* La vegetación resulta más abundante en los fondos de las ramblas destacando especies como las adelfas (*Nerium sp.*) o los tarays (*Tamarix sp.*).

La zona de Cabo de Gata se trata de un área costera donde profundos barrancos alternan con llanuras a nivel del mar (Carrillo 2007). Mientras que la vegetación en los barrancos está dominada por palmitares (*Chamaerops sp.*) donde entran también especies como *Lycium sp.* y *Anabasis sp.*, las especies de porte arbustivo están ausentes en los llanos, que están ocupados por anuales como *Diploaxis sp.* y *Erodium sp.*

Las localidades canarias se situaron en las islas de Fuerteventura (1660 km², situada a 100 km de la costa africana) y Lanzarote (850km², a 125 km). Al tratarse de islas volcánicas de bastante antigüedad, tienen grandes coberturas de rocas magmáticas y relieves suaves (Illera et al. 2006). La vegetación está dominada por especies como *Launaea sp.*, *Euphorbia sp.*, *Salsola sp.*, *Lycium sp.* y *Nicotiana sp.*

Localidad	Coordenadas	Región	Año
Fuerteventura	28°35' N, 13°58' W	Islas Canarias	2004, 2005
Lanzarote	28°54' N, 13°46' W	Islas Canarias	2004, 2005
Monnegre	38°30' N, 00°30' W	Península Ibérica	2006
Cabo de Gata	36°38' N, 02°14' W	Península Ibérica	2004
Gorafe	37°29' N, 03°02' W	Península Ibérica	2003-2005
Tabernas	37°02' N, 02°30' W	Península Ibérica	2002-2005
Errachidia	31°56' N, 04°25' W	Norte de África	2003, 2006

Tabla 1.- Localización, región y años de muestreo de las siete poblaciones estudiadas en esta tesis.



Figura 2.- Nidada y macho adulto de camachuelo trompetero (fotos superiores). Áreas de estudio en Tabernas (central izquierda), Gorafe (central derecha), Fuerteventura (inferior izquierda) y Errachidia (inferior derecha). Fotos de R. Barrientos y J. Benzal.

La localidad de Errachidia está situada en el centro del área de distribución del camachuelo en el noroeste del continente africano (Fig. 1), al sur del Atlas y al norte del Sahara, a 350 km de la costa mediterránea de Marruecos y a más de 900 km de las Islas Canarias. Aunque los pájaros fueron capturados en un oasis, el paisaje circundante es muy similar al de zonas como Tabernas o Monnegre (Fig. 2), estando presentes especies vegetales como *Launaea sp.*, *Artemisia sp.*, *Lycium sp.*, *Nerium sp.* o *Salsola sp.*

La pluviosidad en todas las zonas de estudio fue inferior a los 400 mm anuales.

Metodología general

El grueso del trabajo de campo se desarrolló en las temporadas 2003-2006, si bien también se contó con algunas muestras del año 2002 de Tabernas para el estudio genético. La mayoría de los camachuelos fueron capturados con redes japonesas cuando acudían a bebederos de perdices o de ganado. No obstante, en Fuerteventura, debido a la intensidad de los vientos, también se usó un cajón de malla en puntos previamente cebados con alpiste. Algunas muestra genéticas provienen de pollos capturados en sus nidos.

Las medidas fueron tomadas siempre por el doctorando bien con un calibre digital de precisión 0.1 mm, bien con una regla de precisión 0.5 mm. Se pesó a los animales con una balanza de precisión 0.1 g. En el capítulo de morfología se incluyeron datos adicionales de los ejemplares depositados en las colecciones de la Estación Biológica de Doñana (Sevilla).

Tras una punción en la vena braquial, se tomó una muestra de sangre de cada ejemplar utilizando un capilar heparinizado. Se realizó un frotis sanguíneo con una gota de ese capilar y el resto se guardó en viales de etanol 96° para los análisis genéticos.

Para cuantificar los ectoparásitos se realizó una exploración de unos cinco minutos sobre las aves capturadas en busca de parásitos en el plumaje. Mediante pinzas, se fueron separando las plumas de la garganta, pecho, cabeza y espalda. Situando las alas y cola a contraluz, se examinaron sus plumas una a una en busca de ácaros de pluma. Los parásitos sanguíneos fueron identificados y cuantificados en los frotis previamente teñidos con Giemsa usando un microscopio con 400-1000 aumentos. En este estudio parasitológico también se incluyeron datos adicionales de otra tesis doctoral (Carrillo 2007) realizada en el seno del mismo grupo de investigación.

Los análisis genéticos se llevaron a cabo tras extraer el ADN de la sangre con el procedimiento habitual del fenol-cloroformo. Amplificamos los segmentos del ADN del camachuelo usando un conjunto de siete microsátélites aislados en otras especies de passeriformes (véase **Capítulo 1**). El análisis de los datos se efectuó mediante diversos paquetes estadísticos descritos en el correspondiente capítulo. Los análisis se realizaron principalmente en el laboratorio de la Universidad de Oulu (Finlandia) y parte en el propio laboratorio de la Estación Experimental de Zonas Áridas (Almería).

Objetivos e Hipótesis

El objetivo general de esta tesis es el estudio de patrones ecológicos que tienen lugar en poblaciones periféricas. Para ello hemos estudiado un sistema formado por dos tipos de poblaciones periféricas: (i) continentales en expansión, en la Península Ibérica; (ii) insulares, en las Islas Canarias; que hemos comparado con una población situada en el centro del área de distribución. Nuestro sistema de estudio presenta ventajas para explorar simultáneamente en distintos tipos de poblaciones marginales varios de los patrones descritos hasta ahora. No obstante, nuestra aproximación también lleva implícitos ciertos inconvenientes. Por ejemplo, mientras que las predicciones para los

patrones en poblaciones marginales estables o en regresión al compararlos con la población fuente están bastante asumidos -por ejemplo, menor diversidad genética y menor tamaño de puesta en poblaciones periféricas-, si la población se encuentra en expansión, estos patrones ya no son tan evidentes, ya que dependen de la cantidad de ejemplares que reciba de la población fuente (afecta a la diversidad genética) y de quién sea la fuente que provea de ejemplares a dicha expansión: la población central o la propia población periférica (afectaría al tamaño de puesta). De manera similar, hay mucho cuerpo teórico desarrollado sobre estudios de poblaciones centrales vs. periféricas o de continentales vs. insulares, pero las predicciones al estudiar poblaciones periféricas en expansión vs. insulares no son tan claras ya que los factores que pueden influir en tales patrones tienen muchas veces efectos similares -por ejemplo, tanto las poblaciones periféricas como las insulares suelen presentar menores diversidades genéticas y menores tamaños de puesta; y tanto las poblaciones insulares como las que están en expansión suelen sufrir menores cargas de parásitos. Nuestros objetivos y predicciones son los siguientes:

Capítulo 1.- Investigamos si la población norteafricana de camachuelo trompetero es la fuente tanto de la población canaria como de la peninsular, al tiempo que evaluamos la importancia de dos procesos claves en la colonización de estas dos poblaciones periféricas: la ocurrencia de un flujo génico continuo (que podría evitar la diferenciación genética de las poblaciones periféricas) y la ocurrencia de efectos fundadores (esto es, llegada de un número pequeño de colonizadores desde la población fuente, lo que habría provocado una rápida diferenciación genética). Finalmente, partiendo de la idea de que el norte de África sea la fuente de ambas poblaciones periféricas, estudiamos si dos poblaciones periféricas que difieren ampliamente en los

tiempos de establecimiento lo hacen también en diversidad genética, siendo la población más antigua genéticamente más diversa, tal y como se he encontrado con especies invasoras (Estoup et al. 2004; Herborg et al. 2007).

Capítulo 2.- Estudiamos la respuesta a las características del hábitat y a la depredación potencial de los camachuelos nidificantes. Nuestra aproximación se ajustó a tres niveles: comparamos (i) los atributos del nido en base al tipo (suelo vs. talud) y a la población; (ii) si el hábitat de los nidos en el suelo difiere de otros hábitats potencialmente disponibles (i.e., selección del emplazamiento), y si los patrones de selección de hábitat difieren entre localidades; y (iii) si la selección de hábitat consigue reducir la depredación. En cuanto a la selección del hábitat de nidificación, esperamos que éste varíe respecto al hábitat general disponible en ambas localidades (revisado en Clark & Shutler 1999). La selección del hábitat de nidificación en algunas especies se ha visto que se dirige a reducir la depredación en el nido de acuerdo con el riesgo de depredación actual (Forstmeier & Weiss 2004; Eggers et al. 2006). Por tanto esperamos que el hábitat de nidificación sea distinto en cada localidad de acuerdo con los depredadores presentes en ellas (Söderström et al. 1998; Martin & Joron 2003). Finalmente, como la ubicación del nido puede influir en las tasas de depredación (Martin 1988, 1995; Yanes et al. 1996; Clark & Shutler 1999; pero véase Mezquida & Marone 2002; Mezquida 2004), esperamos que ciertas características de la selección del hábitat puedan reducirla.

Capítulo 3.- Comparamos los parámetros reproductores de dos poblaciones periféricas de camachuelo trompetero: una recientemente establecida, aún en expansión, en el límite norte de la distribución de la especie (Tabernas, sudeste de la Península Ibérica) y

otra establecida en una isla (La Oliva, Fuerteventura, Islas Canarias). Primero, comparamos el tamaño de puesta entre ambas poblaciones periféricas y su presumible fuente, el norte de África (Barrientos et al. 2009). Si Tabernas actúa como una típica población marginal, esperaríamos que el tamaño de puesta fuese menor que el la población fuente porque sería esperable una peor calidad del hábitat en la periferia del área de distribución (Slagsvold 1981). Alternativamente, si Tabernas actúa como la fuente del proceso expansivo, el tamaño de puesta debiera ser similar o incluso mayor al compararlo con la principal población fuente. Por otro lado, el tamaño de puesta debería ser menor en la isla que en el continente debido a los efectos del síndrome de islas (Blondel 2000). También exploramos las posibles diferencias en los parámetros reproductores entre ambos tipos de poblaciones periféricas considerando las diferencias en presiones selectivas como la depredación u otros factores bióticos.

Capítulo 4.- Estudiamos la importancia relativa de dos variables climáticas - temperatura y precipitación- para la reproducción de un ave de desierto en dos años de climatología muy diferente. Hasta la fecha, la mayoría de los estudio sobre especies de ecosistemas áridos señalan que la principal variable que condiciona la reproducción de estas especies es la lluvia (Zann et al. 1995; Li & Brown 1999; Lloyd 1999; Morrison & Bolger 2002). También presentamos datos detallados sobre la biología reproductora del camachuelo trompetero en una zona donde se ha establecido recientemente como consecuencia de la expansión de la especie (Carrillo et al. 2007a).

Capítulo 5.- Investigamos los patrones a gran escala del conjunto de parásitos del camachuelo trompetero utilizando dos grupos con diferentes modos de transmisión, los hemoparásitos (ciclo de vida con vectores intermediarios) y los ectoparásitos (piojos y

ácaros de pluma, ambos con transmisión directa). Nos centramos en dos poblaciones insulares de camachuelo y en una continental en expansión para compararlas con un área continental estable. En concreto, evaluamos las siguientes hipótesis: i) la riqueza de parásitos se espera que sea menor en las aves que habitan las islas respecto a aquellas que lo hacen en el continente (Goüy de Bellocq et al. 2002); ii) por el contrario, la prevalencia media en las islas se esperaría que fuese mayor debido a que se espera que haya mayores densidades de hospedadores (Dobson 1988); iii) se espera que las aves de la población en expansión tengan menos especies de parásitos y con una menor prevalencia media y total que aquellas que habitan la población fuente (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004); iv) ya que los hemoparásitos necesitan la presencia de hospedadores intermediarios en el nuevo área (Colautti et al. 2004; Prenter et al. 2004; Torchin & Mitchell 2004), se esperaría que las diferencias geográficas en la riqueza de parásitos y en prevalencia sean más acusadas en este grupo de parásitos.

Capítulo 6.- Estudiamos las diferencias morfológicas entre poblaciones de camachuelo trompetero con una doble aproximación biogeográfica: (i) comparando poblaciones recientemente establecidas en la Península Ibérica con su fuente (Norte de África) de la que no se diferencia genéticamente; (ii) comparando esa misma población en el Norte de África con una población insular (Islas Canarias) de la que se encuentra genéticamente diferenciada. A pesar de que los rasgos morfológicos pueden evolucionar en presencia de importantes cantidades de flujo génico (Rice & Hostert 1993; Smith et al. 1997, 2005), se espera que poblaciones con las mismas características genéticas no se diferencien morfológicamente, mientras que las genéticamente diferentes lo sean también morfológicamente. Por lo tanto, esperaríamos: (i) ausencia de diferencias morfométricas entre África y la Península Ibérica ya que ambas poblaciones parecen

tener un flujo constante de individuos, lo que hace que no se diferencien genéticamente (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**); (ii) existencia de diferencias morfométricas entre África y las Islas Canarias ya que estas poblaciones sí se diferencian genéticamente (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

CAPÍTULO 1

Patrones de colonización y estructura genética de las poblaciones periféricas de camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*) del noroeste de África, las Islas Canarias y la Península Ibérica

Resumen

En este capítulo perseguimos tres objetivos: (i) reconstruir la historia de la colonización de dos poblaciones periféricas de camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*) presumiblemente originarias de la misma fuente, una resultado de una expansión antigua, la otra recientemente establecida y aún en expansión; (ii) estimar la importancia de procesos claves como el flujo génico pasado y presente o los cuellos de botella en ambos procesos expansivos y su contribución a la estructura genética actual y a la diversidad genética; y (iii) averiguar si dos poblaciones periféricas con tiempos de establecimiento muy distintos difieren también en términos de diversidad genética. Las poblaciones estudiadas fueron la del noroeste de África (asumida como la población fuente), la de las Islas Canarias (población periférica establecida hace tiempo) y la del sudeste de la Península Ibérica (población periférica recientemente establecida). Se realizaron análisis bayesianos de la estructura poblacional, pruebas individuales de asignación, estadísticas de la F (F_{ST}), estimaciones de la máxima probabilidad de migración, índices de diversidad genética y pruebas de cuellos de botella con datos de microsatélites de 194 camachuelos trompeteros provenientes de cinco localidades reproductoras y dos no reproductoras. Nuestros datos apoyan la existencia de dos subpoblaciones (la canaria y la ibero-africana) como la estructuración poblacional más probable. Las localidades estacionales de la Península tuvieron los mayores porcentajes

de aves asignadas a otras localidades, principalmente ibéricas. Los valores de los F_{ST} pareados mostraron que las dos localidades canarias son muy parecidas entre sí, pero distintas del resto. Los estimadores de flujo génico dentro de cada subpoblación fueron sólo ligeramente superiores entre las localidades canarias comparados con aquellos entre las localidades ibero-africanas. La diversidad genética fue similar en todas las localidades. Las localidades canarias presentan evidencias de haber padecido cuellos de botella, mientras que las localidades ibero-africanas no. Nuestros datos muestran que, a día de hoy, las aves canarias se diferencian genéticamente de las que habitan el norte de África y la España continental. No podemos confirmar inequívocamente el origen africano de la población canaria porque lo contrario también es posible. La Península Ibérica parece haber recibido sucesivas oleadas de aves desde el norte de África, lo que habría conducido a la relativamente alta diversidad genética encontrada en estas localidades establecidas recientemente y habría evitado la aparición de cuellos de botella. Los movimientos de individuos hacia fuera del rango de distribución de la especie durante el periodo no reproductor parecen preceder al establecimiento de nuevas localidades de cría en la periferia del rango de distribución.

Journal of Biogeography 36: 210-219

Autores: Rafael Barrientos, Laura Kvist, Andrés Barbosa, Francisco Valera, Germán M. López-Iborra, Eulalia Moreno

Introducción

Las expansiones del rango de distribución son fenómenos recurrentes en la historia de muchas especies. Una rápida expansión habitualmente resulta en una estructura genética homogénea y en una baja diversidad en la periferia del rango ya que las poblaciones colonizadoras suelen experimentar una serie de cuellos de botella consecutivos. Este proceso puede también tener como consecuencia una rápida diferenciación respecto a la población fuente gracias a la deriva genética. Este fenómeno se conoce como la *hipótesis del borde dirigente* (Hewitt 1999) y se ve reforzado por un efecto fundador cuando las primeras poblaciones periféricas están compuestas sólo por unos pocos individuos (Beebee & Rowe 2004). En este sentido, y a pesar de que no se espera que las poblaciones recientemente establecidas se ajusten al equilibrio de flujo génico-mutación-deriva, los pocos estudios que han intentado reconstruir la historia de colonización de poblaciones en expansión contemporáneas han encontrado que cuanto más reciente es el proceso colonizador, menor es la diversidad genética de la población (Estoup et al. 2004; Herborg et al. 2007). Sin embargo, la existencia de flujo génico contemporáneo es un elemento clave que puede evitar la diferenciación genética de las poblaciones periféricas (Kirkpatrick & Barton 1997) y también permite la recuperación de la diversidad genética tras un reciente cuello de botella (Hansson et al. 2000; Keller et al. 2001; Ortego et al. 2007). Estoup et al. (2004) y Herborg et al. (2007) estudiaron especies invasoras en ausencia de flujo génico contemporáneo desde la población fuente (esto es, en ausencia de invasiones sucesivas), encontrando un pronunciado empobrecimiento de la diversidad genética en las poblaciones periféricas. Aunque similares patrones de diversidad genética serían esperables para poblaciones en expansión de manera natural, este tema ha sido poco estudiado hasta la fecha (véase no obstante Fabbri et al. 2007), seguramente porque la

existencia de flujo génico actual debe de difuminar tales patrones. Tanto la reconstrucción genética de la historia de la colonización como el estudio de la expansión actual de una población son importantes cuestiones para comprender los aspectos evolutivos involucrados en las expansiones del rango de distribución (Herborg et al. 2007).

El camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*, Lichtenstein, 1823) es un fringílido granívoro distribuido a lo largo de las regiones áridas del paleártico occidental, desde Oriente Medio hasta en Sahara Occidental (Cramp & Perrins 1994). Mientras que la especie ha estado presente en las islas orientales de las Canarias (Fuerteventura y Lanzarote) durante al menos 7000 años (Castillo et al. 2001), se registró su reproducción por primera vez en la Península tan tarde como en 1971 (García 1972). Desde entonces la especie se ha expandido por el sudeste ibérico (Carrillo et al. 2007a). Aunque se espera que el noroeste del continente africano sea la fuente tanto de las aves canarias como de las ibéricas, el hecho es que, a día de hoy, el origen de las aves que crían en estas regiones y el intercambio de individuos entre poblaciones se desconocen. En base a las diferencias en la coloración del plumaje y en las medidas corporales, Cramp & Perrins (1994) propusieron la existencia de una raza diferente en las Canarias respecto al noroeste de África y Europa. Sin embargo, se carece de estudios genéticos o morfológicos detallados. Esta situación única ofrece una importante oportunidad para estudiar los patrones de colonización y la estructura genética en diferentes poblaciones de una misma especie establecidas en momentos distintos, una de ella aún en expansión posiblemente como consecuencia del cambio climático (Carrillo et al. 2007a).

En concreto, los objetivos de este capítulo son investigar: (i) si la población norteafricana de camachuelo trompetero es la fuente tanto de la población canaria como de la peninsular; (ii) la importancia de dos procesos claves en la colonización de estas

dos poblaciones periféricas como son la ocurrencia de un flujo génico continuo (que podría evitar la diferenciación genética de las poblaciones periféricas) y la ocurrencia de efectos fundadores (esto es, llegada de un número pequeño de colonizadores desde la población fuente, lo que habría provocado una rápida diferenciación genética); y (iii) considerando el hipotético escenario de que el norte de África sea la fuente de ambas poblaciones periféricas, estudiar si dos poblaciones periféricas que difieren ampliamente en los tiempos de establecimiento lo hacen también en diversidad genética, siendo la población más antigua genéticamente más diversa, tal y como se he encontrado con especies invasoras (Estoup et al. 2004; Herborg et al. 2007).

Material y Métodos

Área de estudio, muestreo y protocolo de laboratorio

Muestreamos los camachuelos en tres regiones dentro del sector oeste del rango de distribución del camachuelo (Fig. 1; véase también la Tabla 1 para las coordenadas exactas): las Islas Canarias, noroeste de África y la Península Ibérica. Se capturaron camachuelos en dos de las Islas Canarias (Lanzarote y Fuerteventura), situadas aproximadamente a 100 km de la costa africana, que tienen altas densidades de la especie (Martín & Lorenzo 2001). Una localidad, Errachidia, que fue seleccionada como representativa de la población en el Norte de África, está situada al sur del Atlas medio y al norte del Sahara, a más de 900 km de las Canarias y a más de 350 km de la costa mediterránea marroquí. El paisaje árido de Errachidia es representativo del típico hábitat de cría de la especie, tratándose de un reproductor abundante en los numerosos barrancos de la región (observación personal). En la Península, se muestrearon dos localidades de cría (Tabernas y Monnegre) y dos estacionales, no reproductoras (Gorafe

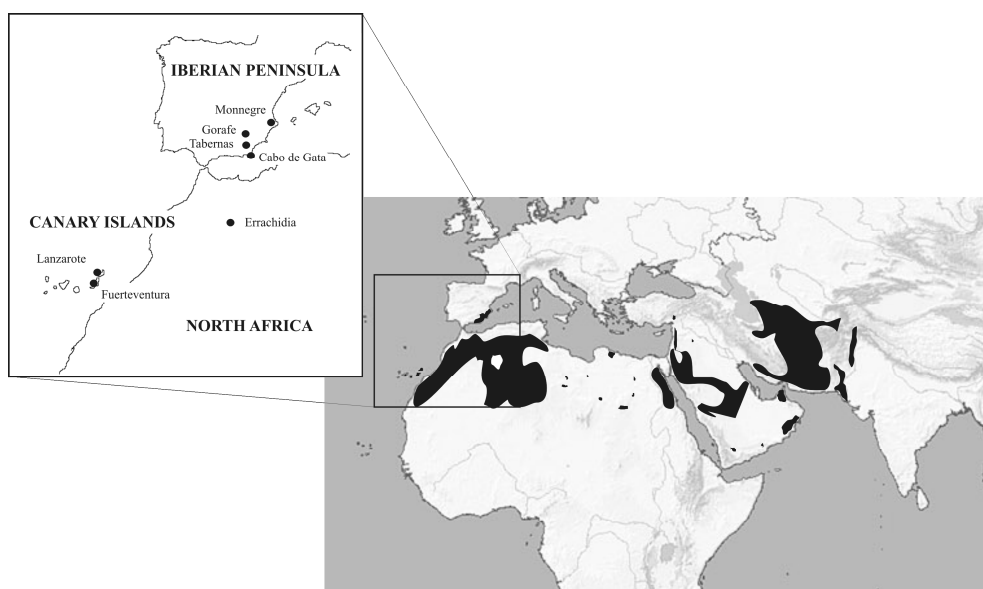


Figura 1. Distribución mundial del camachuelo (áreas negras, basado en Cramp & Perrins 1994) con las localidades muestreadas en el recuadro superior izquierdo.

Localidad	Coordenadas	Región	Tamaño de muestra	Años	Meses
Fuerteventura	28°35' N, 13°58' W	Canarias	26	2004, 2005	II-IV
Lanzarote	28°54' N, 13°46' W	Canarias	25	2004, 2005	III-IV
Monnegre	38°30' N, 00°30' W	Península	15	2006	VI-VII
Cabo de Gata	36°38' N, 02°14' W	Península	22	2004	I-II
Gorafe	37°29' N, 03°02' W	Península	26	2003-2005	VII-VIII
Tabernas	37°02' N, 02°30' W	Península	51	2002-2005	V-IX
Errachidia	31°56' N, 04°25' W	N África	29	2003, 2006	VI-VII, X

Tabla 1. Localización y región biogeográfica de las localidades muestreadas. El tamaño de muestra se refiere al número de aves analizadas y los años y los meses a cuándo fueron capturados.

y Cabo de Gata). La población de Tabernas es la más numerosa y aparentemente la más estable (Manrique et al. 2003), mientras que Monnegre (250 km al norte en el interior de Alicante) es la población reproductora más norteña recientemente confirmada (año 2000), y sufre fuertes fluctuaciones interanuales (0-40 parejas reproductoras, López-Iborra et al. 2006). Debido a la marcada estacionalidad de sus poblaciones de camachuelo, hay dos localidades ibéricas más de especial interés: Gorafe y Cabo de Gata. Se sabe que los camachuelos (principalmente juveniles, Fernández-Ordóñez & Pérez-Contreras 2006) pasan el verano en gran número en Gorafe (a 100 km al norte de Tabernas), donde un pequeño núcleo de cría ha sido recientemente encontrado (año 2005, Pérez-Contreras & Fernández-Ordóñez 2006). Aunque los camachuelos también crían en Cabo de Gata (a 50 km de Tabernas) está es principalmente una zona de invernada donde las aves se agregan en bandos durante el invierno (autores, datos inéditos). Los resultados de campañas de anillamiento señalan que aves de Tabernas y Gorafe se desplazan a Cabo de Gata en otoño e invierno (autores, datos inéditos).

Capturamos los camachuelos en las localidades de estudio mediante redes japonesas y, en algunos casos (33% de las aves de Monnegre y 27% de las de Fuerteventura), muestreamos un pollo por nidada. La mayoría de las aves en las Canarias, Tabernas, Monnegre y Errachidia fueron muestreadas durante la temporada de cría [de enero a mayo en las Canarias (Martín & Lorenzo 2001), de febrero a julio en la Península (López-Iborra et al. 2006; Barrientos et al. 2007 y **Capítulo 4**) y de febrero a junio en Marruecos (Thévenot et al. 2003)], aunque en algunos casos algunas capturas se realizaron fuera de la temporada de cría, cuando puede haber aves inmigrantes en estas localidades. Por el contrario, muestreamos Gorafe y Cabo de Gata durante los picos de las concentraciones fuera de la época de cría, esto es, en verano en la primera localidad y en invierno en la segunda (Tabla 1). Por tanto es muy probable que las aves

trampeadas en estas dos localidades sean originarias de otras poblaciones reproductoras más que de la localidad de captura. Mediante un capilar heparinizado de 70 x 1.5 mm tomamos una muestra de sangre tras punzar la vena braquial. Las muestras se almacenaron inmediatamente en viales con 1 ml de etanol de 96° hasta realizarles los análisis de laboratorio. Las aves fueron liberadas tras la captura.

Se extrajo el ADN de la sangre con el procedimiento habitual del fenol-cloroformo (Sambrook & Russell 2001). Decidimos usar marcadores altamente variables como los microsatélites de ADN nuclear porque se ha comprobado que éstos son muy útiles para estudiar los efectos de procesos demográficos recientes y de expansiones del área de distribución (e.g. Beebee & Rowe 2004; Spaulding et al. 2006; Herborg et al. 2007; Kvist et al. 2007). Específicamente, seleccionamos siete microsatélites polimórficos, incluyendo tres desarrollados en piquituerto escocés *Loxia scotica* (Piertney et al. 1998; Lox1, Lox2 y Lox8), uno en urraca *Pica pica* (Martínez et al. 1999; Ppi2), uno en mosquitero de corona grande *Phylloscopus occipitalis* (Bensch et al. 1997; Pocc6), otro en gorrión común *Passer domesticus* (Griffith et al. 1999; Pdo5) y uno en herrerillo común *Parus caeruleus* (GenBank n° de acceso: AF041466; Pk12).

Las PCRs se realizaron con volúmenes de 10 µL que contenían 50 ng de ADN, 0.4 µM de cada cebador, 0.1 mM de cada dNTP, 1 µL de tampón de PCR 10x (2.5 mM MgCl₂) y 0.16 unidades de Dynazyme (Finnzymes). El protocolo de la PCR para los cebadores del piquituerto fue 94°C durante 2 min seguido de 35 ciclos a 94°C durante 30 s, a 52°C durante 45 s (Lox1) o a 53°C durante 30 s (Lox2) o a 52°C durante 30 s (Lox8) y a 72°C durante 30 s con una extensión final a 72°C durante 5 min. Para el Ppi2 el protocolo fue a 94°C durante 2 min seguido de 35 ciclos a 94°C durante 30 s, a 50°C durante 45 s y a 72°C durante 45 s con una extensión final a 72°C durante 10 min. Para el Pocc6 el protocolo fue idéntico al del Ppi2, pero con una temperatura de unión de

53°C durante 30 s. Las condiciones para los ciclos de PCR para el Pdo5 consistieron en 94°C durante 90 s, 94°C durante 45 s, un descenso a 55°C/53°C/51°C durante 45 s, a 72°C durante 45 s seguido de 35 ciclos durante 45 s a 94°C, 45 s a 50°C y 45 s a 72°C, finalizando con una extensión a 72°C durante 10 min. Finalmente, las condiciones para el Pk12 fueron idénticas a aquellas para el Pdo5, excepto en que se usó una técnica de descenso empezando con temperaturas de unión a 50°C/49°C/47°C y finalmente a 45°C durante 35 ciclos. Los productos de la PCR se analizaron en un secuenciador automático ABI 3730 y los alelos fueron identificados con el programa GeneMapper v.3.7 (Applied Biosystems).

Análisis estadísticos

Se diagnosticaron alelos nulos y marginales con el programa MICRO-CHECKER, versión 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004), porque los alelos nulos pueden interferir en la estructura poblacional y en los análisis de entrecruzamiento. Se evaluó el desequilibrio en el ligamiento entre pares de loci dentro de cada población usando un chi-cuadrado (al nivel 0.05) con el programa ARLEQUIN, versión 3.1 (Excoffier et al. 1992). Usamos una aproximación bayesiana para analizar la estructura genética de la población con el programa STRUCTURE versión 2.0 (Pritchard et al. 2000). Las probabilidades para los distintos números de subdivisiones poblacionales se calcularon con K (1-7), donde K es el número de subpoblaciones, corriendo la cadena de Monte Carlo de Markov (MCMC) para 1.000.000 de interacciones tras inicios de 100.000 interacciones. Para evaluar la consistencia de los resultados, realizamos dos réplicas para cada K. Usamos el programa GENECLASS versión 2 (Piry et al. 2004) para detectar los migrantes de primera generación y asignarlos a las poblaciones muestreadas. Usamos el programa ARLEQUIN para estimar las F_{ST} pareadas entre localidades y los p -

valores de las F_{ST} fueron corregidos con la corrección decreciente de Bonferroni (Holm 1979). Las tasas de máxima probabilidad de migración (esto es, flujo génico asimétrico bidireccional) se estimaron con el programa MIGRATE, versión 2.1.3 (Beerli 2004), que se usó para construir una matriz de migración completa con la aproximación browniana al modelo de mutación por pasos. Tal y como sugiere el autor del programa, los parámetros para las cadenas de Markov se establecieron como cadenas cortas=10 (10.000 genealogías muestreadas) y cadenas largas=3 (100.000 genealogías muestreadas). Tras descartar los loci con posibles alelos marginales o nulos, se estimó el coeficiente de entrecruzamiento (F_{IS}) para cada localidad estudiada (Weir & Cockerham 1984), así como la diversidad genética y la riqueza alélicas, usando el programa FSTAT, versión 2.9.3.2 (Goudet 2001). Las heterocigosidades medias esperadas y observadas se calcularon con el programa MSA, versión 3.12 (Dieringer & Schlötterer 2003). Utilizamos la prueba de Cornuet y Luikart (1996) en el programa BOTTLENECK, versión 1.2.02 (Piry et al. 1999), para buscar cuellos de botella siguiendo las recomendaciones de Piry et al. (1999). Esto es, usando el modelo de dos fases (TPM) para datos de microsatélites con un 5% de cambios multipasos, siendo los resultados evaluados con las pruebas de signos, de diferencias estandarizadas y la prueba de Wilcoxon de una cola.

Resultados

Encontramos desequilibrio en el ligamiento sólo en cinco pruebas que incluían cuatro pares de loci distintos. Por tanto podemos descartar el ligamiento físico. La subdivisión poblacional se analizó mediante el STRUCTURE. El LnP(D) (-5833.2 y -5832.9, en las dos replicas, respectivamente) identificó dos subpoblaciones como la

estructura más probable. Éstas fueron la subpoblación canaria (Fuerteventura y Lanzarote) y la ibero-africana (el resto de localidades).

Las pruebas de asignación de GENECLASS para la primera generación de migrantes (Tabla 2) confirmaron dicha estructura, ya que las dos localidades insulares tuvieron los mayores porcentajes de asignación a la localidad de captura. En estas localidades, las asignaciones a orígenes no canarios fueron sólo el 19.1% de las aves en el caso de Fuerteventura y el 12.0% en Lanzarote. En la subpoblación ibero-africana, las muestras con el menor porcentaje de aves asignadas a la propia localidad de captura fueron aquellas dónde el tamaño de población aumenta fuera de la época de cría (esto es, Cabo de Gata y Gorafe), lo que indica que el grueso de estos individuos provienen de otros lugares. En Cabo de Gata, la mayoría de los ejemplares fueron asignados a Tabernas (40.2%). En Gorafe, Tabernas fue de nuevo una fuente importante de individuos, siendo el porcentaje de aves asignadas a Tabernas sólo ligeramente inferior al de las aves asignadas a la propia localidad de Gorafe (30.8% vs. 34.6%). En la población recientemente establecida en Monnegre, una larga proporción de individuos

Asignado a	Fuerteventura	Lanzarote	Monnegre	Cabo de Gata	Gorafe	Tabernas	Errachidia
Muestreado en							
Fuerteventura	57.8	23.1	3.8	0.0	3.8	7.7	3.8
Lanzarote	28.0	60.0	0.0	0.0	0.0	8.0	4.0
Monnegre	0.0	0.0	40.0	6.7	13.3	33.3	6.7
Cabo de Gata	0.0	0.0	18.4	18.4	4.6	40.2	18.4
Gorafe	7.7	3.8	7.7	7.7	34.6	30.8	7.7
Tabernas	3.9	5.9	5.9	17.6	13.7	47.1	5.9
Errachidia	3.4	6.9	3.4	27.6	6.9	6.9	44.9

Tabla 2. Resultados de las pruebas de asignación de la primera generación de migrantes como el porcentaje de individuos de la localidad muestreada asignados a cada localidad.

fue asignada a Tabernas, aunque ésta fue menor de los asignados a la propia localidad de Monnegre (33.3% vs. 40.0%). En Tabernas y Errachidia la mayoría de camachuelos fueron asignados a las propias localidades de captura, aunque en ambos casos al menos un ejemplar fue asignado a cada una de las otras localidades.

Las diferentes genéticas entre localidades fueron cuantificadas mediante los valores de las F_{ST} (Tabla 3). Éstos resultados confirman nuestras conclusiones previas ya que las localidades canarias fueron muy similares entre ellas, pero diferentes del resto. Sorprendentemente, Errachidia, la localidad enclavada dentro de la asumida población fuente, fue significativamente distinta de Tabernas y Gorafe. Todos los pares de los valores de las F_{ST} en la Península fueron no significativos. Las diferentes entre estas localidades ibéricas fueron menores que las existentes entre las localidades ibéricas y canarias (Tabla 3).

Las estimaciones de flujo génico entre localidades (Tabla 4) no aportaron claras evidencias de que fueran diferenciales entre las distintas poblaciones. Sin embargo, diversos flujos, como de Lanzarote a Errachidia, de Tabernas a Lanzarote, de Fuerteventura a Lanzarote o de Lanzarote a Fuerteventura, son altos (con N_m superiores al 8.45). Por otra parte, los flujos de Fuerteventura a Monnegre, de Monnegre a Lanzarote o de Monnegre a Errachidia son bajos (N_m inferiores a 2.52), lo que sugiere que algunas situaciones son más probables que otras. Con la intención de evaluar el flujo génico entre subpoblaciones conforme a los resultados del STRUCTURE, el N_m medio fue calculado con los datos de la Tabla 4. El flujo es mayor entre las localidades de la subpoblación canaria que entre las localidades de la subpoblación ibero-africana ($N_m = 8.48$ y 5.38 , respectivamente). El flujo medio entre localidades de distinta subpoblación es 5.77 , el cual es inferior al que tienen las localidades de la subpoblación canaria y similar al de las localidades de la subpoblación ibero-africana.

Localidad	Fuerteventura	Lanzarote	Monnegre	Cabo de Gata	Gorafe	Tabernas	Errachidia
Fuerteventura		0.63	<0.01 *	<0.01 *	<0.01 **	<0.01 *	<0.01 **
Lanzarote	0.00038		<0.01 **	<0.01 *	<0.01 **	<0.01 *	<0.01 **
Monnegre	0.04001	0.04386		0.70	0.01	0.20	0.03
Cabo de Gata	0.02568	0.02422	0.00109		0.20	0.70	0.10
Gorafe	0.03159	0.02971	0.03381	0.00919		0.02	<0.01 *
Tabernas	0.02040	0.01963	0.00991	0.00088	0.01417		<0.01 *
Errachidia	0.03348	0.02516	0.01824	0.00977	0.02114	0.02186	

*Tabla 3. Estructura genética de la población de camachuelo trompetero en la región más occidental de su rango de distribución. Las F_{ST} por pares se muestran debajo de la diagonal y sobre ella los p-valores sin corregir. En los casos oportunos, los niveles de significación de los p-valores tras la corrección secuencial de Bonferroni se marcan con * para $p<0.05$ y con ** para $p<0.01$.*

Destino	Localidad de origen				
	Fuerteventura	Lanzarote	Monnegre	Tabernas	Errachidia
Fuerteventura		8.46	6.59	6.05	4.90
Lanzarote	8.50		2.07	9.14	7.26
Monnegre	2.51	5.26		5.91	5.17
Tabernas	4.62	5.76	7.06		5.96
Errachidia	4.92	10.14	2.06	6.12	

Tabla 4. Estimaciones de flujo génico (número medio de inmigrantes que se reproducen exitosamente por generación, N_m) entre las localidades reproductoras. Excluimos Gorafe y Cabo de Gata por tratarse de poblaciones compuestas principalmente por aves asignadas a otras localidades (véase Tabla 2).

MICRO-CHECKER detectó la existencia de alelos nulos en dos loci, Lox8 y Pk12, que fueron suprimidos antes de calcular el coeficiente de entrecruzamiento (Tabla 5). La diversidad génica y la riqueza de alelos fueron bastante similares entre poblaciones, aunque, en general, fueron ligeramente superiores en Errachidia (la localidad muestreada en la supuesta área fuente). Los valores de theta fueron también similares entre las distintas localidades (Tabla 5) y, por tanto, nuestras interpretaciones de la diversidad génica deben tomarse con cierta cautela. Los valores de F_{IS} fueron inferiores en las Islas Canarias, medios en Errachidia y mayores en la Península Ibérica, lo que sugiere un fuerte entrecruzamiento o la aparición del efecto Wahlund en las localidades ibéricas.

Finalmente, las pruebas de cuellos de botella mostraron que las aves canarias probablemente sufrieron un efecto fundador según se deduce de las pruebas de los signos (Fuerteventura $p=0.02$; Lanzarote $p=0.02$), la estandarizada (Fuerteventura $p=0.03$; Lanzarote $p<0.01$) y la de Wilcoxon (Fuerteventura $p<0.01$; Lanzarote $p<0.01$). No hay evidencias de cuellos de botella en ninguna de las demás localidades ($p>0.10$ en todos los casos).

Localidad	H_o media	H_e media	F_{IS} medio	Θ	Divers. génica	N_{AR} medio	N
Fuerteventura	0.5442	0.7169	-0.006	1.9537	8.3948	0.7219	26
Lanzarote	0.4939	0.6667	0.024	2.0097	7.8811	0.7256	25
Monnegre	0.5668	0.7213	0.212	1.9439	8.2095	0.7223	15
Cabo de Gata	0.5526	0.7131	0.115	1.9871	8.8398	0.7235	22
Gorafe	0.6145	0.7148	0.165	1.7502	7.5461	0.6726	26
Tabernas	0.6246	0.7253	0.139	1.9638	8.4307	0.7205	51
Errachidia	0.6076	0.7253	0.098	2.0094	10.0658	0.7311	29

*Tabla 5. Heterocigosidad media observada (H_o) y esperada (H_e), coeficiente de entrecruzamiento (F_{IS}), theta (Θ), diversidad genética y riqueza alélicas (N_{AR}) calculada para los siete loci (excepto para el F_{IS} que fue calculado excluyendo *Lox8* y *Pk12*) y tamaño de muestra en las distintas localidades de este estudio.*

Discusión

Patrones de colonización

Los análisis de la estructura poblacional y las distancias genéticas con F_{ST} muestran que, a día de hoy, los camachuelos de las Islas Canarias son genéticamente

distintos de los del Norte de África y la España continental. Los cuellos de botella en las poblaciones insulares probablemente provocaron tal diferenciación por deriva genética, lo que parece estar también apoyado por datos morfológicos (Cramp & Perrins 1994;

Capítulo 6).

Por el contrario, nuestros resultados no nos permiten confirmar el origen africano de las poblaciones canarias ya que: 1) el flujo génico más fuerte se da desde Lanzarote a Errachidia, y 2) aunque la diversidad genética es ligeramente mayor en Errachidia, otras medidas de diversidad son similares. Es más, con nuestros resultados no podemos descartar que las Islas Canarias fuesen la fuente desde la cual la especie se expandiera hacia el este para colonizar y extenderse por el norte de África. Sin embargo, conviene enfatizar que las estimaciones de flujo génico implican rasgos genéticos comunes entre las poblaciones analizadas, no necesariamente la existencia de aves contemporáneas volando de unas poblaciones a otras. Por otra parte, las evidencias de cuellos de botella encontradas en las localidades canarias podrían apoyar ambos escenarios arriba expuestos. No podemos descartar que dichos cuellos de botella aparecieran debido a una reducción poblacional durante un determinado periodo, por ejemplo, si las islas hubieran actuado como refugio. Tales cuellos de botella pudieron suceder también debido a la llegada de un pequeño número de colonizadores desde el continente, lo que hubiera conducido a un efecto fundador en las poblaciones insulares. Este último escenario coincide con el patrón general de colonización en las aves de las Islas Canarias, donde lo más habitual han sido uno o pocos, más que varios, eventos colonizadores. Así, por ejemplo, el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*) colonizó las canarias en una sola oleada vía Azores y Madeira (Marshall & Baker 1999). Los petirrojos canarios (*Erithacus rubecula*) probablemente llegasen en dos o tres oleadas (Dietzen et al. 2003) y los reyezuelos (*Regulus regulus*) llegados directamente desde

Europa colonizaron las canarias en dos principales oleadas (Päckert et al. 2006), entre otros ejemplos. Esta ausencia de más oleadas colonizadoras hacia las Islas Canarias, a pesar de su proximidad a la costa (unos 100-125 km), se podría explicar, al menos parcialmente, por el hecho de que los vientos dominantes en el noroeste de África son del noreste (e.g. Freudenthal et al. 2002), mientras que la dirección ideal que hubiera facilitado la colonización por un desplazamiento nómada desde África es la sureste. El hecho de que las canarias tengan un gran número de especies y subespecies de aves endémicas (e.g., Pestano et al. 2000; García-del-Rey & Cresswell 2005; Kvist et al. 2005; Illera et al. 2006; Päckert et al. 2006; Illera et al. 2007) a pesar de su proximidad a la costa parece apoyar el bajo número de oleadas colonizadoras.

Considerando la posibilidad de que los camachuelos colonizaran las Islas Canarias desde el norte de África, primero debemos descartar que dicha colonización fuera de la mano del hombre, ya que los camachuelos están presentes en las canarias desde hace 7000 años (Castillo et al. 2001) y los humanos desde hace 3000 (Onrubia-Pintado 1987). Por otro lado, la historia de colonización y especiación en las Islas Canarias muestra que la mayoría de los colonizadores que llegaron desde el norte de África o Europa lo hicieron mediante una secuencia colonización por pasos desde las islas más antiguas a las más jóvenes, esto es, desde las orientales (Fuerteventura y Lanzarote) a las occidentales (Tenerife, La Palma, La Gomera o El Hierro) (Juan et al. 2000). No obstante, se han encontrado algunas excepciones a esta secuencia colonizadora, como en el caso del herrerillo común (*Parus caeruleus teneriffae*) (Kvist et al. 2005). La diversificación y expansión desde las Islas Canarias hacia el continente tampoco es un patrón habitual en las especies de ecosistemas áridos. Por ejemplo, la aparición de una especie de similar ecología a la del camachuelo, la hubara canaria (*Chlamydotis undulata*), que tiene una subespecie endémica en las canarias (*Ch. u.*

fuertaventurae) como en el caso del camachuelo, se explica mediante una colonización desde el norte de África (Idaghdour et al. 2004). Los camachuelos están presentes en gran número en Fuerteventura y Lanzarote, las islas más antiguas y orientales, mientras que sus números decrecen en las otras islas, más jóvenes, como Tenerife y La Gomera, habiendo colonizado sólo recientemente la más joven de ellas, la de El Hierro (Martín et al. 1990). Esto se ajusta a la colonización secuencial de este a oeste arriba mencionada. Aunque nuestros resultados no permiten confirmar inequívocamente el origen africano de las poblaciones canarias, la similitud con los patrones de otras especies que han colonizado desde el norte de África parece apoyar tal escenario.

Nuestros resultados apoyan la existencia de una población ibero-africana pero no permiten determinar si la población norteafricana es la fuente de la ibérica. Se podría incluso especular que la población ibérica fuese la fuente de la canaria. No obstante, la distribución de la especie desde Oriente Medio hasta el Sahara Occidental (Cramp & Perrins 1994), la reciente expansión por el norte de Marruecos (Cramp & Perrins 1994), la subsecuente, y aún en marcha, expansión por la Península (Carrillo et al. 2007a) y los patrones generales de colonización para las Islas Canarias (véase más arriba) sugieren que la Península Ibérica no es el origen de las poblaciones canarias y que la población africana es la fuente de la ibérica.

Nuestros datos no muestran evidencias de cuellos de botella en ninguna de las localidades ibero-africanas, y por tanto, debe de haber habido y debe de seguir habiendo y un fuerte flujo génico desde el norte de África hacia las localidades peninsulares. Este constante flujo génico debe de ser la causa para la similar estructura genética encontrada en estas localidades. Sin embargo, los valores de las F_{ST} sugieren una incipiente diferenciación entre Tabernas (la mayor y más antigua localidad de cría en la Península; Carrillo et al. 2007a) y Errachidia. Las pruebas de asignación ponen de manifiesto la

existencia de un escenario muy dinámico en la subpoblación ibero-africana, con un fuerte intercambio de aves lo que lleva a escasas diferencias genéticas entre localidades. Tal escenario está en concordancia con aquellos encontrados por Godoy et al. (2004) y Guillaumet et al. (2006). No obstante, un rico flujo génico y una escasa diferenciación genética parecen ser poco frecuentes al comparar poblaciones entre el norte de África y la Península ya que el Estrecho de Gibraltar constituye una importante barrera para el flujo génico incluso en especies voladoras como aves (Saetre et al. 2001; Salzburger et al. 2002; Broderick et al. 2003) o murciélagos (Castella et al. 2000; Juste et al. 2004).

Las pruebas de asignación, junto con las estimas de flujo génico, presentan a Tabernas como la principal fuente de intercambio de aves en la Península. Se ha sugerido que la contemporánea expansión del camachuelo por la Península podría verse favorecida por el actual cambio climático en la región mediterránea (Carrillo et al. 2007a). Considerando las previsiones de aumento de la temperatura y disminución de las precipitaciones para el arco mediterráneo (IPCC 2007), la expansión del camachuelo a través de la Península podría seguir siendo favorecida en un futuro próximo.

Estructura genética de las poblaciones periféricas en la Península Ibérica

Estudios previos han encontrado que las poblaciones fuente albergan los mayores valores de diversidad genética, mientras que las áreas recientemente colonizadas retienen sólo parte de esa diversidad [e.g., verderón común, *Carduelis chloris* (Merilä et al. 1997); carricero tordal, *Acrocephalus arundinaceus* (Bensch & Hasselquist 1999)]. Ha sido frecuentemente asumido que la diversidad genética se relaciona positivamente con el tamaño de población (Amos & Harwood 1998). Si embargo, las poblaciones establecidas durante la reciente colonización de la Península sólo cumplen parcialmente tales premisas. Aunque la localidad muestreada dentro de la

más probable población fuente (esto es, Errachidia) tuvo la mayor diversidad genética en la mayoría de los parámetros calculados, las diferencias fueron pequeñas. Así, contrariamente a las predicciones derivadas de estudios con poblaciones invasoras de Estoup et al. (2004) y Herborg et al. (2007), por ejemplo, las localidades recientemente establecidas en la Península no tuvieron claramente menores valores de diversidad genética que la de poblaciones de las Islas Canarias o del norte de África. Por tanto, nuestros resultados muestran que el mantenimiento de un flujo génico continuado desde el norte de África hacia la Península ha evitado el descenso de los niveles de diversidad genética en las poblaciones recientemente establecidas (esto es, las ibéricas).

Por otra parte, la localidad de cría más norteña (Monnegre) intercambia individuos con el resto de lugares (menos de la mitad de los camachuelos trampeados allí fueron asignados a Monnegre) y sufre amplias oscilaciones e incluso extinciones temporales (López-Iborra et al. 2006). Estos resultados parecen ajustarse a un patrón de extinciones locales y recolonizaciones desde las localidades vecinas en el cual un sistema de metapoblaciones estaría manteniendo a Monnegre en el tiempo (Hanski 1998). Altos niveles de entrecruzamiento pueden deberse tanto a una estructura de metapoblaciones como al hecho de que se hallan muestreado aves en un lugar pero originadas en otras poblaciones. El grado de diferenciación entre localidades debería variar a lo largo de tiempo como consecuencia de las repetidas extinciones y recolonizaciones (Hanski 1998; Beebe & Rowe 2004). Por tanto, para confirmar la existencia de una estructura de metapoblación sería necesario un seguimiento mantenido del flujo génico e información más detallada de la reproducción en estas localidades.

Movimientos estacionales entre las localidades ibero-africanas

Las pruebas de asignación realizadas a partir de nuestros datos genéticos demuestran que aves provenientes del resto de las localidades ibero-africanas contribuyen en gran medida a las dos concentraciones de individuos que tienen lugar fuera de la época de cría (esto es, en Gorafe y Cabo de Gata). Cabo de Gata es una localidad de invernada que recibe aves de otras localidades ibéricas (principalmente de la mayor población reproductora en Tabernas) así como de África. Carrillo et al. (2007a) han propuesto un paralelismo entre la aparición de nuevos cuarteles de invierno y la expansión de las localidades de cría. Así, el establecimiento de los camachuelos en nuevos cuarteles invernales en el sudeste ibérico podría haber ampliado el área ocupada por la especie en la región, como se ha descrito para otras aves en expansión [pájaro moscón, *Remiz pendulinus* (Valera et al. 1993); cormorán grande, *Phalacrocorax carbo* (Volponi 1999)]. Un proceso similar, esto es, la presencia previa, esporádica de aves fuera de la época de cría precediendo a la cría en esas localidades (Valera et al. 1993) podría influir en el establecimiento de nuevos cuarteles de cría en la Península. Por ejemplo, Gorafe, donde la cría se ha confirmado muy recientemente, es un lugar de veraneo habitual para juveniles de la especie (Fernández-Ordóñez & Pérez-Contreras 2006). La dispersión natal es mucho más habitual que la adulta (Greenwood & Harvey 1982) y el establecimiento definitivo como reproductor en un área a menudo tiene lugar durante el periodo juvenil (especialmente en aves de vida corta, e.g. van den Bosch et al. 1992). Por tanto, sugerimos que las actuales localidades reproductoras de la subpoblación ibero-africana (aunque mayoritariamente la ibéricas) contribuyen a las concentraciones de juveniles durante el verano, las cuales gradualmente se vuelven localidades de cría. Este parece ser el proceso detrás de la expansión del rango de distribución de la especie en la Península Ibérica. El patrón de movimientos reflejado

por nuestros datos para esta especie podría ser también el de otras especies norteafricanas que se encuentren expandiéndose al norte. Tales expansiones pueden volverse más comunes en el futuro dentro del actual escenario de cambio climático (Parmesan et al. 1999; Valiela & Bowen 2003).



CAPÍTULO 2

Características del nido, selección del lugar de nidificación y conjunto de depredadores: comparando las estrategias continentales e insulares

Resumen

La selección del hábitat de nidificación se ve condicionada por la fisionomía del hábitat y la depredación. Por tanto, un ave debería nidificar en diferentes lugares en áreas con distinta disponibilidad de hábitat y diferente comunidad de depredadores. Nosotros comparamos esta hipótesis estudiando la selección del hábitat y la depredación del nido en dos poblaciones (Tabernas y La Oliva) de camachuelo trompetero que difieren en esos rasgos. Este passeriforme presenta la excepcional característica de nidificar habitualmente en dos tipos de nido muy diferentes, siendo uno las cavidades en taludes y el otro en el suelo. Estudiamos los rasgos del nido como la visibilidad y la distancia al borde del talud. En los nidos situados en el suelo, comparamos el hábitat de nidificación en una serie de parcelas de hábitat entorno al nido con puntos al azar. Estudiamos la influencia de las características de los nidos y la selección de hábitat sobre la depredación de los nidos. Los camachuelos construyeron más nidos en taludes en Tabernas que en La Oliva, sin embargo, esto puede deberse a que la disponibilidad de taludes fue mayor en Tabernas. La especie seleccionó parches con menor cobertura de vegetación, menor altura de la vegetación y pendientes más pronunciadas que la media disponible en Tabernas, mientras que en La Oliva seleccionó mayores coberturas de vegetación e inclinación que la media disponible. Sugerimos que las diferencias en selección de hábitat entre estas dos localidades en cuanto a la altura de la vegetación pueden deberse a los diferentes depredadores presentes en cada área. Los nidos en talud

fueron menos depredados que los nidos en suelo en La Oliva, pero no así en Tabernas. Sin embargo, en los dos tipos de nido estudiados, las variables usadas parecen no tener una clara influencia en las tasas de depredación, especialmente allí donde el riesgo de depredación fue mayor.

Autores: Rafael Barrientos, Francisco Valera, Andrés Barbosa, Carmen M. Carrillo, Eulalia Moreno

Una versión de este capítulo se encuentra en segunda revisión en *Acta Oecologica*

Introducción

La disponibilidad de lugares de nidificación y el riesgo de depredación son posiblemente los dos principales rasgos que constriñen la selección del hábitat de nidificación (revisado en Clark & Shutler 1999). Encontrar un lugar apropiado donde situar su nido es posiblemente lo primero a lo que se enfrenta un ave cuando decide criar (Mezquida & Marone 2002). El rasgo más estudiado en lo que a la disponibilidad de hábitat se refiere ha sido la limitación de cavidades para especies que crían en cavidades pero no las construyen (e.g. Newton 1994, 1998; Sánchez et al. 2008). Estas especies necesitan para reproducirse ya sean cavidades naturales o aquellas provistas por especies excavadoras (Casas-Crivillé & Valera 2005). Aunque la escasez de lugares apropiados para criar limita las densidades de aves criando (Newton 1994), la calidad del agujero es también un factor importante (Löhmus & Remm 2005). Sin embargo, otros factores como la territorialidad conespecífica (Newton 1998), competencia interespecífica (Martin & Martin 2001; Fisher & Wiebe 2006) o el riesgo de depredación parental (Thompson et al. 2006) pueden también evitar el uso de los lugares de nidificación disponibles.

La depredación en el nido es uno de los principales factores que influyen en la eficacia biológica de las aves (Martin 1993) y es también una fuerte presión selectiva para las estrategias vitales de las especies presa, ya que es una causa de primer orden en el fracaso reproductor (Martin 1993). Diversos estudios han investigado cómo la depredación influye sobre muchos rasgos de la biología reproductora, como el tamaño del nido (López-Iborra et al. 2004), el tamaño de la puesta (Martin 1993, 1995; Yanes & Suárez 1997; Eggers et al. 2006), las tasas de visitas parentales al nido (Eggers et al. 2005), la duración del periodo de estancia de los pollos en el nido (Martin 1993, 1995; Yanes & Suárez 1997) o las distancias de dispersión (Hakkarainen et al. 2001). Las

tasas de depredación varían entre hábitats y lugares de nidificación, estando las aves que nidifican en el suelo en zonas abiertas entre las más depredadas (Martin 1993; Yanes & Suárez 1995). Esto se debe a que las tasas de depredación varían con los atributos del nido, especialmente su ocultamiento (Martin & Li 1992), y la simplicidad estructural de las zonas abiertas hace que el camuflaje de nido sea más difícil (Martin 1993).

Aunque respuestas conductuales pueden reducir la depredación (Remeš 2005), la ubicación del nido se considera la principal respuesta adaptativa a esta presión selectiva (e.g. Yanes & Oñate 1996; Yanes et al. 1996; Penloup 1997; Mezquida & Marone 2002). Las tasas de depredación pueden variar con la presencia o abundancia de depredadores, tanto a escala local como a mayores escalas (Sæther 1996; Penloup et al. 1997; Schmidt & Ostfeld 2003). La depredación potencial puede variar también de forma predecible entre localidades (Martin 1995), determinando la selección del hábitat de nidificación tanto a escala territorial (Söderström 2001; Nordström & Kopimäki 2004; Ross & Pärt 2004; Fontaine & Martin 2006) como de microhábitat (Forstmeier & Weiss 2004; Eggers et al. 2006). Es más, distintos depredadores pueden llevar a las aves a seleccionar distintas características en los nidos (Martin & Joron 2003). Dado que las islas no son tan ricas en vertebrados nativos como lo es el continente debido a las limitaciones colonizadoras de los vertebrados no voladores (e.g. Martin & Joron 2003), comparaciones entre localidades continentales e isleñas son un tipo de experimentos naturales especialmente apropiados para estudiar las respuestas de las aves nidificantes a la presión depredadora. Que sepamos, esta aproximación biogeográfica a este problema ha sido poco estudiada hasta la fecha (véase, no obstante, Martin & Joron 2003).

Para tal aproximación, comparamos poblaciones de un passeriforme de zonas áridas que construye nidos abiertos, el camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*).

Una se encuentra en el desierto de Tabernas (sudeste ibérico) y la otra en la isla de Fuerteventura (Canarias). La población continental se enfrenta a una rica comunidad de depredadores, mientras que la población isleña cría en un área con menos depredadores. El camachuelo es una especie especialmente indicada para este estudio ya que posee el excepcional rasgo de construir de forma habitual dos tipos de nido muy distintos: nidos abiertos bajo piedras o matas en el suelo y nidos abiertos en cavidades en taludes (Manrique et al. 2003). Esta plasticidad no es muy común entre paseriformes (Martin & Li 1992). Nuestros objetivos fueron estudiar la respuesta a las características de hábitat y a la depredación potencial de los camachuelos nidificantes. Nuestra aproximación se basó en tres pilares: comparamos (i) los atributos del nido en base al tipo (suelo vs. talud) y a la población; (ii) si el hábitat de los nidos en el suelo difiere de otros hábitats potencialmente disponibles (i.e., selección del emplazamiento), y si los patrones de selección de hábitat difieren entre localidades; y (iii) si la selección de hábitat consigue reducir la depredación. En cuanto a la selección del hábitat de nidificación, esperamos que éste varíe respecto al hábitat general disponible en ambas localidades (revisado en Clark & Shutler 1999). La selección del hábitat de nidificación en algunas especies se ha visto que se dirige a reducir la depredación en el nido de acuerdo con el riesgo de depredación actual (Forstmeier & Weiss 2004; Eggers et al. 2006). Por tanto esperamos que el hábitat de nidificación sea distinto en cada localidad de acuerdo con los depredadores presentes en ellas (Söderström et al. 1998; Martin & Joron 2003). Finalmente, como la ubicación del nido puede influir en las tasas de depredación (Martin 1988, 1995; Yanes et al. 1996; Clark & Shutler 1999; pero véase Mezquida & Marone 2002; Mezquida 2004), esperamos que ciertas características de la selección del hábitat puedan reducirla.

Material y Métodos

Especie de estudio y área de estudio

El camachuelo trompetero es un pequeño (unos 21g) paseriforme distribuido a lo largo de las regiones áridas templadas de Oriente Medio, norte de África, sudeste de la Península Ibérica e Islas Canarias (Cramp & Perrins 1994). La duración total del periodo de nidificación es de unos 25-30 días (Barrientos et al. 2007; **Capítulos 3 y 4**) y al menos algunas parejas ponen dos puestas por temporada, la cual se extiende de febrero a julio en la España continental (Barrientos et al. 2007; **Capítulo 4**) y de enero a mayo en las Canarias (Martín & Lorenzo 2001).

En la localidad continental (Tabernas, 37° 02' N, 2° 30' O, Almería, sudeste ibérico), la biología reproductora se siguió de febrero a agosto del 2004 y 2005. La mayoría de la población ibérica se concentra probablemente en nuestro área de estudio (Carrillo et al. 2007a), en un área donde una red de barrancos y especialmente abundantes taludes alternan con ramblas y baldíos caracterizados por sustratos con elevados porcentajes de suelo desnudo y abruptas pendientes. El área tiene un clima mediterráneo semiárido, con precipitaciones medias anuales inferiores a los 250mm. El área estudiada tiene dos profundos barrancos, uno más abierto que el otro, donde la nidificación fue detectada en ambos años (2004 y 2005). La vegetación se concentra en el fondo de las ramblas y está dominada por herbáceas anuales como *Stipa tenacissima* y *Lygeum spartum* y arbustos xerófilos como *Salsola genistoides*, *Artemisia barrelieri*, *Launaea arborescens*, *Limonium tabernense* y *Anabasis articulata*. Las crucíferas anuales como *Diplotaxis* spp. y *Moricandia* spp. son también abundantes. Este tipo de hábitat es común a lo largo del todo el sudeste árido de la Península (Peinado et al. 1992).

La biología reproductora de la población isleña fue seguida en La Oliva (Fuerteventura, 28° 35' N, 13° 58' W, Islas Canarias) de enero a abril del 2005. El área de estudio se compone de dos amplios valles dominados por un paisaje volcánico con pocos taludes, pero con pronunciadas pendientes a media ladera. Las rocas volcánicas se extienden por toda la superficie cubriéndola en un 85% (Illera 2001). El área tiene un clima semidesértico con unas precipitaciones medias de 145mm anuales. La vegetación está muy condicionada por el sobrepastoreo de cabras (Gangoso et al. 2006), siendo la vegetación más abundante en laderas abruptas. La vegetación se compone de principalmente por seis arbustos xerófilos: *Launaea arborescens*, *Salsola vermiculata*, *Suaeda spp.*, *Euphorbia regis-jubae*, *Lycium intricatum* y *Nicotiana glaucax* (Illera 2001).

La riqueza y abundancia de depredadores potenciales difiere ampliamente entre las áreas de estudio, siendo la principal diferencia la ausencia de reptiles en La Oliva (Tabla 1). El conjunto de depredadores en Tabernas está bien nutrido y se puede considerar representativo de las regiones áridas del sudeste ibérico, donde serpientes, carnívoros salvajes y roedores son los más importantes depredadores potenciales de nidos (Palomo & Gisbert 2002; Martí & del Moral 2003; Pleguezuelos et al. 2004). Por el contrario, en La Oliva el único depredador nativo es el alcaudón real (*Lanius meridionalis*) aunque los más importantes son la ardilla moruna de tierra (*Atlantoxerus getulus*) y los gatos domésticos (*Felis catus*), ambos asilvestrados (Nogales & González 2005).

Depredadores	Abundancia	
	Tabernas	La Oliva
<i>Malpolon monspessulanus</i>	****	---
<i>Elaphe scalaris</i>	***	---
<i>Coluber hippocrepis</i>	**	---
<i>Lacerta lepida</i>	*	---
<i>Falco tinnunculus</i>	*	*
<i>Lanius meridionalis</i>	*	**
<i>Lanius senator</i>	*	---
<i>Corvus monedula</i>	*	---
<i>Corvus corax</i>	---	*
<i>Atlantoxerus getulus</i>	---	****
<i>Vulpes vulpes</i>	*	---
<i>Martes foina</i>	***	---
<i>Meles meles</i>	**	---
<i>Felix catus</i>	---	****
<i>Rattus sp.</i>	---	*
<i>Mus domesticus</i>	*	*
<i>Mus spretus</i>	*	---
<i>Eliomys quercinus</i>	**	---

Tabla 1. Abundancia de depredadores de nido potenciales en las áreas de estudio. Clave: --- ausente, * presente, ** común, *** abundante y **** muy abundante. Datos de Palomo & Gisbert (2002), Martí & del Moral (2003), Pleguezuelos et al. (2004), Nogales & González (2005) y datos propios.

Búsqueda de nidos

Los nidos fueron encontrados al seguir a los padres con el telescopio desde lugares prominentes o por azar al caminar. Estudiamos 25 nidos en el año 2004 y 24 en el 2005 en Tabernas y 55 en La Oliva en el 2005.

Las visitas a los nidos se limitaron para molestar a las parejas reproductoras lo menos posible (el número medio de visitas fue de 3.5 en Tabernas y 4.1 en La Oliva). La observación de los pollos menos de dos días antes de la fecha de vuelo esperable o de los padres alimentándolos cerca del nido se consideraron evidencias de que la nidada fue exitosa (Martin 1993). Los nidos dónde al menos voló un pollo fueron considerados exitosos. Se asumió la depredación del nido cuando se encontraron los huevos rotos o los pollos muertos o éstos desaparecieron antes de la eclosión o la fecha de vuelo y no se encontraron vivos cerca del nido (véase Barrientos et al. 2007 y **Capítulos 3 y 4** para más detalles). Para estimar el efecto de las visitas de los investigadores sobre depredación la tasa de visitas se calculó como el número de visitas entre la fecha en la que el nido fue hallado y la penúltima visita (ya que el efecto de la última visita no se puede evaluar) dividido por el número de días transcurridos entre ambas fechas. En los nidos exitosos, la última visita fue dos días antes de la fecha de vuelo esperada. Al igual que en otras especies de zonas áridas (e.g. Lloyd et al. 2000 y la referencias ahí citadas), nuestros resultados sugieren que las tasas de visitas no influyeron en la depredación (basado en nidos con resultado de depredación/éxito y al menos dos visitas, regresiones logísticas: Tabernas: $\chi^2_1=0.9$; $n=25$; $p=0.34$; La Oliva: $\chi^2_1=0.3$; $n=36$; $p=0.58$).

Localización y características de los nidos

La visibilidad desde el nido se midió en grados (0-360°) de hábitat sin vegetación arbustiva o grandes piedras en un círculo de 3m alrededor del nido. Para los

nidos en talud, también medimos la altura inferior, la distancia desde el nido a la base del talud, y la altura superior, la distancia desde el nido al borde superior del talud. Basándonos en estas características, los nidos se pudieron clasificar como nidos en talud (alturas inferior y superior mayores que 0) o nidos en el suelo. Ninguna de las variables medidas para los nidos en talud (visibilidad, altura superior e inferior) o para los nidos en el suelo (visibilidad) difirió entre años en Tabernas (nidos en talud, t-tests: $p > 0.10$ en todos los casos, $n_{2004}=9$, $n_{2005}=18$, datos no mostrados; nidos en el suelo: Mann-Whitney U test: $p > 0.10$, $n_{2004}=16$, $n_{2005}=6$, datos no mostrados). Estos resultados muestran la consistencia de los patrones encontrados, y por tanto, nos permitieron juntar los datos de ambos años en Tabernas.

Selección del hábitat de nidificación en los nidos en el suelo

Estudiamos el hábitat de nidificación de los nidos en el suelo en base a tres variables: porcentaje de la cobertura de vegetación, altura máxima de la vegetación (en centímetros) e inclinación del sustrato (en grados, esto es, 0-90). Estas variables se midieron en cuadrados de 2x2m a cuatro distancias entorno al nido (véase Fig. 1). El cuadrado pendiente abajo fue denominado como el cuadrado delantero y el situado pendiente arriba como cuadrado trasero. Se delimitaron cuatro cuadrados a 5 y 15m del nido (norte, sur, este y oeste en ambos casos) y se calculó la media para obtener un solo valor para el cuadrado a 5m y para el cuadrado a 15m. Si algún cuadrado a 5 o 15m cayó en un talud, éste fue descartado.

Ya que no encontramos diferencias interanuales en ninguna de las variables medidas en cualquiera de las posiciones muestreadas en Tabernas (esto es, en el cuadrado delantero, trasero y los cuadrados a 5 y 15m, Mann-Whitney tests, $p > 0.05$ en todos los casos; datos no mostrados), los datos de 2004 y 2005 fueron unificados. Para

identificar la selección del hábitat, los valores entorno al nido deben ser comparados con las características generales del hábitat. Por tanto, medimos las mismas variables en puntos al azar (entre 50 y 200m del nido más cercano) en cinco cuadrados de 2x2 metros, uno en el centro y cuatro más a 15m en los cuatro puntos cardinales. Estos cinco valores se promediaron para obtener uno sólo para cada punto al azar. En Tabernas, no pudimos medir el hábitat general en el 2004, y usamos por tanto datos del año anterior (2003, n=16 puntos al azar) ya que no hubo diferencias estadísticas en las variables

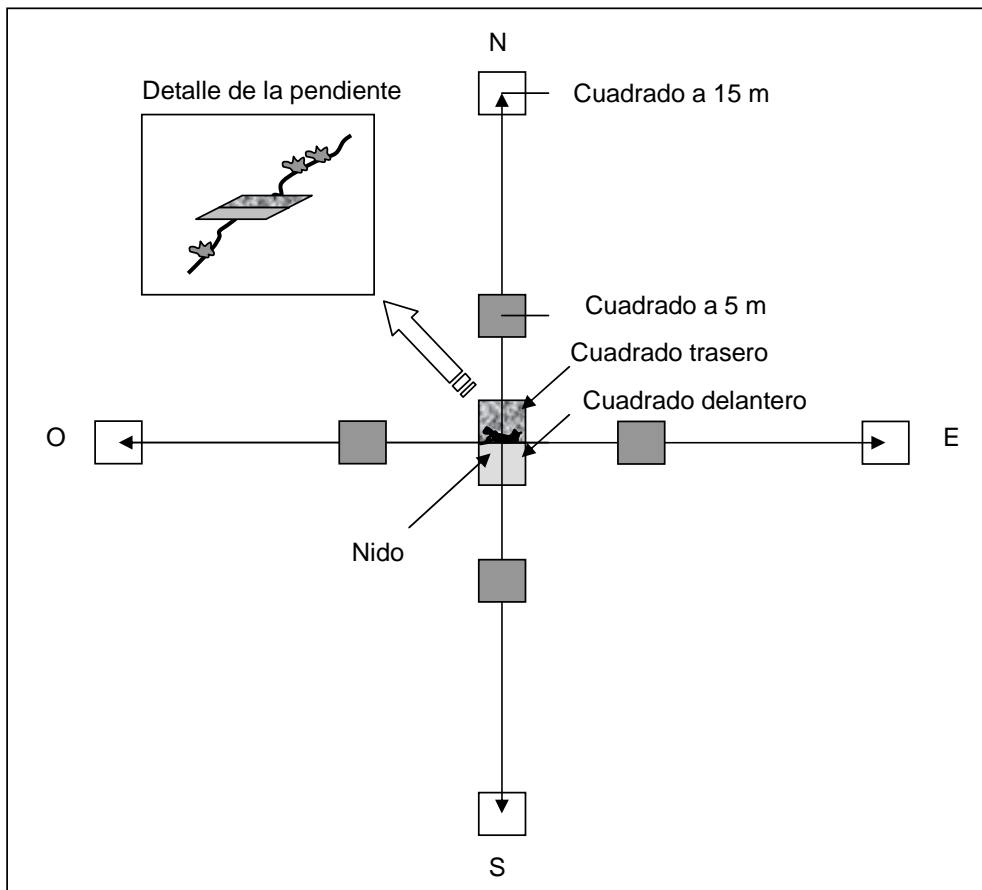


Figura 1. Distribución del muestreo entorno a los nidos. El cuadrado delantero y trasero fueron medidos justo pendiente abajo y arriba desde el nido (véase detalle), respectivamente. El cuadrado a 5m fue el promedio de los 4 cuadrados (N, S, E, O) a 5m del nido y el cuadrado a 15m fue la media de los 4 a 15m.

medidas en el 2003 y en el 2005 (t-Student tests, $p > 0.10$ en las tres variables). Así, medimos las características en un total de 49 nidos en Tabernas y 55 en La Oliva y en 42 puntos al azar en Tabernas y 60 en La Oliva.

Los suelos en Tabernas son arenosos y las pendientes pronunciadas. Consecuentemente, el hecho de medir el hábitat entorno a los nidos puede dejar en las parcelas de muestro rastros que sean aprovechados por los depredadores. Por tanto, los rasgos del hábitat se midieron al final de la temporada de cría para evitar el incremento artificial de la depredación. Asumimos que las diferencias en las variables que pueden depender de la estación no fueron determinantes porque: i) las variables relacionadas con la vegetación que medimos en nuestro hábitat árido se relacionan fundamentalmente con la ocurrencia y densidad de matorrales, los cuales son menos estacionales que las herbáceas, ii) los efectos estacionales (e.j. crecimiento de la vegetación) son muy probablemente consistentes a lo largo de nuestro área de estudio, y, por tanto, no esperaríamos que afectasen al resultado de nuestro estudio. En La Oliva, donde el suelo volcánico minimiza el impacto de la actividad de los investigadores, medimos las características del hábitat justo después de la cría en cada nido.

Depredación del nido y la influencia del hábitat de nidificación

Excluimos de los análisis de depredación 7 nidos con resultado desconocido en Tabernas y 4 en La Oliva, 6 abandonados en Tabernas y 8 en La Oliva y uno más donde los pollos murieron de hambre en Tabernas. La tasa de depredación fue por tanto calculada en base a la información de 35 nidos en Tabernas y 43 en La Oliva. Se calculó la tasa de depredación total y por separado en nidos en talud y en el suelo. La tasa de depredación se calculó como el número de nidos depredados dividida por el número total de nidos (esto es, depredados o exitosos). Es más, para obtener unas tasas de

depredación más realistas, la tasa diaria de mortalidad (TMD en adelante) fue calculada usando el Método Mayfield (Mayfield 1975) aunque sus requerimientos de cálculo redujeron nuestro tamaño de muestra (esto es, no pudimos calcular la TMD en nidos visitados sólo una vez, ya sea porque se encontraron demasiado tarde, con pollos a punto de volar o ya depredados, o porque fueron depredados en puesta). Por tanto, las tasas de depredación de Mayfield fueron calculadas en base a 25 nidos en Tabernas y 36 en La Oliva. Los errores estándar fueron calculados como sugiere Johnson (1979). Los datos se presentan para el periodo completo de nidificación, esto es, incubación, eclosión y fase de pollos juntas. Las TMDs fueron calculadas: i) por localidad, incluyendo ambos tipos de nido; y ii) diferenciando nidos en talud y en suelo dentro de y entre localidades.

Para estudiar cómo la selección de hábitat y las características del nido influían sobre la depredación, separamos los nidos en talud de los nidos en suelo por su distinta accesibilidad para los depredadores. En los nidos en talud, estudiamos la influencia de sus rasgos (esto es, visibilidad, alturas inferior y superior) sobre la depredación. En los nidos en el suelo, estudiamos la visibilidad y la influencia de las variables del hábitat usando sólo aquellas variables implicadas en la selección de hábitat de los camachuelos (véase Resultados). Cuando los valores de una variable predictora tomada a distintas distancias del nido fueron distintos del valor en el punto al azar, pero fueron similares en esas distancias (e.g., altura máxima de la vegetación similar en los cuadrados delantero, trasero a 5 y 15m, pero todos distintos del valor de los cuadrados al azar), éstos fueron promediados antes de meter esas variables en los modelos.

Análisis estadísticos

La diferencia en el porcentaje de nidos en talud y en el suelo fue examinado entre años en Tabernas y entre localidades con tablas de contingencia 2x2, usando la corrección de Yates. Diferencias en visibilidad, altura superior e inferior entre tipos de nido y/o localidades fueron verificadas con tests de la t tras comprobar su normalidad y homocedasticidad o mediante pruebas de la U de Mann-Whitney. El porcentaje de vegetación fue transformado mediante la raíz cuadrado del arcoseno. Las diferencias en las variables respuesta a lo largo de las distancias desde el nido fueron estudiadas con ANOVAs y tests a posteriori de Tukey. Las tasas de mortalidad fueron comparadas por población y tipo de nido mediante la prueba ji-cuadrado usando en programa CONTRAST (Hines & Sauer 1989). Usamos modelos lineales generalizados (GLZ en adelante) para estudiar la influencia de la selección de hábitat de nidificación sobre la depredación. Los modelos se basaron en una distribución binomial (depredado vs. no depredado), con una función de distribución logística y un procedimiento hacia atrás de extracción por pasos y un criterio de eliminación de $p > 0.05$ para identificar las variables que predijeron la depredación del nido. La significación de las variables incluidas fue calculada usando la ji-cuadrado de Wald (Burnham y Anderson 2002).

Resultados

Localización del nido y sus características

Los camachuelos trompeteros nidificaron tanto en taludes como en el suelo en ambas áreas de estudio, pero en porcentajes muy distintos. En Tabernas, 9 de 25 nidos (36%) en 2004 y 18 de 24 en 2005 (entre años, $\chi^2=6.0$, d. f.= 1, $p = 0.01$) fueron contruidos en taludes, mientras que en La Oliva sólo lo fueron 5 de 55 (9.1%). El porcentaje de nido en taludes fue significativamente menor en La Oliva que en Tabernas,

incluso cuando se comparó con el año de menor porcentaje de nidos en taludes en Tabernas (2004) ($\chi^2=6.9$, d. f. = 1, $p=0.01$).

La altura superior en los nidos en taludes fue similar entre localidades (media \pm EE, 388.5 ± 86.5 , $n=27$, en Tabernas vs. 230.0 ± 93.0 , $n=5$, en La Oliva; Mann-Whitney U test, $Z=0.6$, $p=0.55$). Por el contrario, la altura inferior fue mayor en Tabernas (655.6 ± 122.6 , $n=27$) que en La Oliva (172.0 ± 20.8 , $n=5$; Mann-Whitney U test, $Z=2.0$, $p=0.047$).

Dentro de localidades, la visibilidad no varió entre nidos en talud y en el suelo en Tabernas (t-test, $t=0.6$, $p=0.57$, $n=27$ y 22 , respectivamente), pero sí lo hizo en La Oliva (Mann-Whitney U-test, $Z=2.8$, $p<0.01$, $n=5$ y 50 , respectivamente), donde los taludes tuvieron un mayor campo de visión (Fig. 2). La visibilidad de los nidos en talud fue similar entre Tabernas y La Oliva (Mann-Whitney, $Z=0.7$, $p=0.48$, $n=27$ y 5 , respectivamente) (Fig. 2). Por el contrario, los nidos emplazados en el suelo tuvieron mayor visibilidad en Tabernas que en La Oliva (t-test, $t=5.6$, $p<0.0001$, $n=22$ y 50 , respectivamente) (Fig. 2).

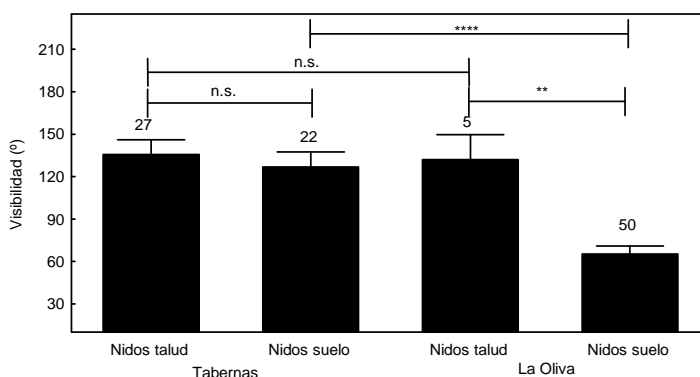
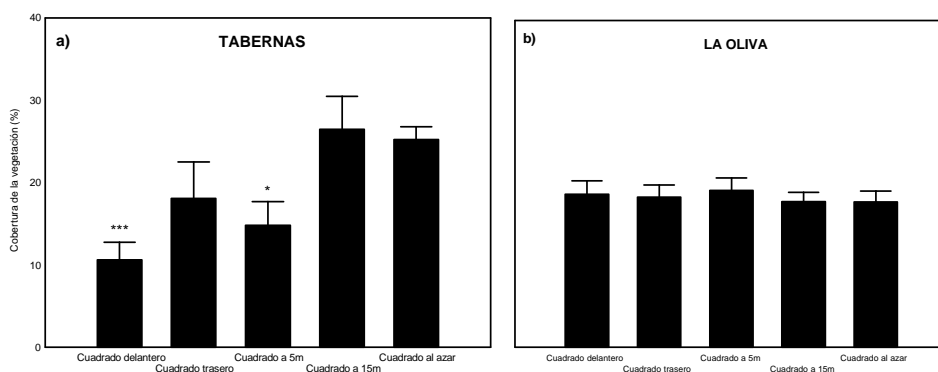


Figura 2. Visibilidad desde el nido en los diferentes tipos de nidos y localidades (media \pm EE) como sigue: ns, no significativo; **, $p<0.01$; ***, $p<0.001$. Los tamaños muestrales se indican sobre las barras.

Selección del hábitat de nidificación en los nidos situados en el suelo

En Tabernas, encontramos diferencias significativas en las tres variables medidas a lo largo de la distancia desde el nido a los puntos al azar. Específicamente, la cobertura de vegetación fue menor que en los puntos al azar tanto en el cuadrado frontal como en el cuadrado a 5m ($F_{4,125}=6.8$; $p<0.0001$; véase Fig. 3a para la significación de las pruebas de Tukey). La altura máxima de la vegetación también varió en función de la posición ($F_{4,125}=13.9$; $p<0.0001$; Fig. 4a) a lo largo de un gradiente creciente desde los cuadrados del nido hacia los puntos al azar. Por el contrario, el gradiente de la inclinación del sustrato decreció del cuadrado delantero hacia el cuadrado al azar, ya que los cuadrados delantero, trasero y a 5m tuvieron mayores inclinaciones que los puntos al azar ($F_{4,125}=8.8$; $p<0.0001$; Fig. 5a).



*Figura 3. Porcentaje de cobertura de la vegetación en Tabernas (a) y La Oliva (b) en las posiciones medidas entorno a los nidos (véase Fig. 1). Los datos se expresan como media \pm EE. La escala es similar en ambas localidades. Los tamaños muestrales fueron 22 para muestreos entorno a nidos y 42 para los de azar en Tabernas y 50 nidos y 60 al azar en La Oliva. Los asteriscos marcan el nivel de significación para la prueba de Tukey entre un determinado cuadrado y el azar según: *, $p<0.05$; ***, $p<0.001$.*

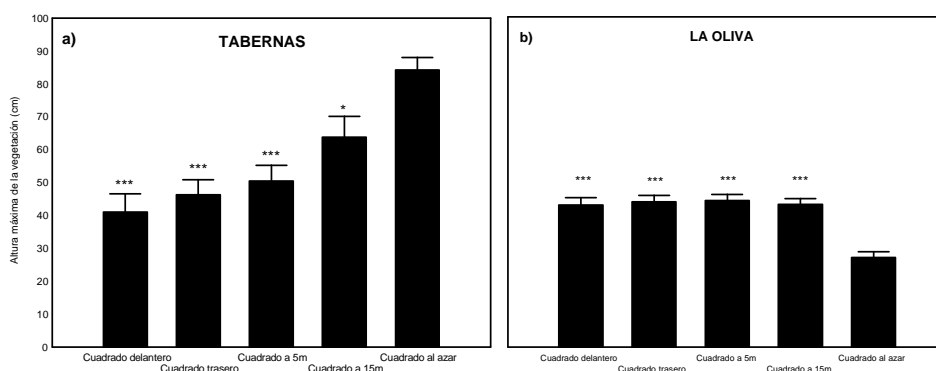


Figura 4. Altura máxima de la vegetación en Tabernas (a) y La Oliva (b) en las posiciones medidas entorno a los nidos (véase Fig. 1). Los datos se expresan como media \pm EE. La escala es similar en ambas localidades. Los tamaños muestrales fueron 22 para muestreos entorno a nidos y 42 para los de azar en Tabernas y 50 nidos y 60 al azar en La Oliva. Los asteriscos marcan el nivel de significación para la prueba de Tukey entre un determinado cuadrado y el azar según: *, $p < 0.05$; ***, $p < 0.001$.

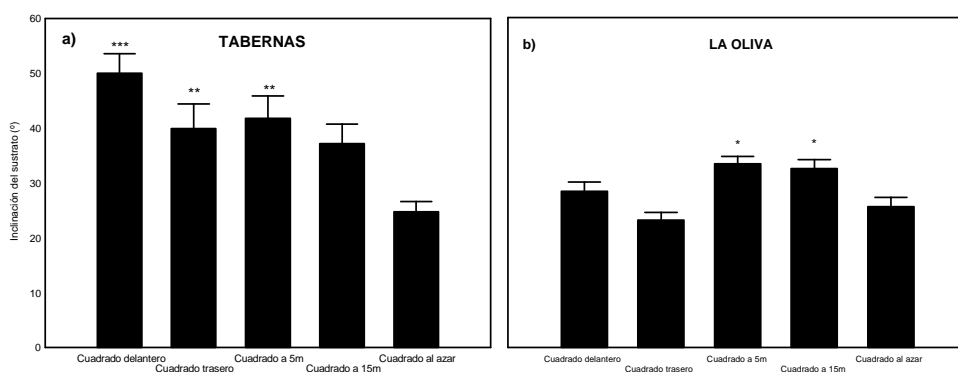


Figura 5. Inclinación del sustrato en Tabernas (a) y La Oliva (b) en las posiciones medidas entorno a los nidos (véase Fig. 1). Los datos se expresan como media \pm EE. La escala es similar en ambas localidades. Los tamaños muestrales fueron 22 para muestreos entorno a nidos y 42 para los de azar en Tabernas y 50 nidos y 60 al azar en La Oliva. Los asteriscos marcan el nivel de significación para la prueba de Tukey entre un determinado cuadrado y el azar según: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

En La Oliva, los resultados del ANOVA muestran que no hay diferencias estadísticas en la cobertura de la vegetación ($F_{4,255}=0.2$; $p=0.94$; Fig. 3b). Por el contrario, tanto la altura máxima de la vegetación ($F_{4,255}=15.4$; $p<0.0001$; Fig. 4b) como la inclinación del sustrato ($F_{4,255}=6.9$; $p<0.0001$; Fig. 5b) fueron significativamente distintas ya que la altura de la vegetación fue menor en los puntos al azar que en cualquier punto entorno al nido, y la inclinación fue más pronunciada en los cuadrados a 5 y 15m del nido que en los cuadrados al azar.

Depredación del nido y la influencia del hábitat de nidificación

La depredación total fue del 62.9% (22 de 35 nidos) en Tabernas y del 53.5% (23 de 43) en La Oliva. En Tabernas, el 47.1% (8 de 17) de los nidos en talud y el 77.8% (14 de 18) de los nidos en suelo fueron depredados, mientras que en La Oliva ninguno de los cuatro nidos en talud y el 58.9% (23 de 39) de los nidos en suelo fueron depredados. Los análisis preliminares usando el método de Mayfield nos permitieron juntar los datos de 2004 y 2005 de Tabernas ya que no hubo diferencias significativas para la tasa total de depredación (en 2004, 0.046 ± 0.013 , $n=16$ vs. en 2005, 0.016 ± 0.012 , $n=9$; $\chi^2=2.9$, d. f.= 1, $p=0.09$) ni tras separar por el tipo de nido (nidos en talud en 2004, 0.029 ± 0.020 , $n=5$ vs. nidos en talud en 2005, 0.010 ± 0.010 , $n=7$; $\chi^2=0.7$, d. f.= 1, $p=0.40$; nidos en suelo en 2004, 0.052 ± 0.017 , $n=11$ vs. nidos en suelo en 2005, 0.049 ± 0.048 , $n=2$; $\chi^2=0.0$, d. f.= 1, $p=0.95$). Con el método de Mayfield obtuvimos similar TMD total \pm EE en Tabernas y en La Oliva (0.033 ± 0.009 , $n=25$ vs. 0.022 ± 0.006 , $n=36$; $\chi^2=1.0$, d. f.= 1, $p=0.31$). Las tasas de mortalidad en nidos construidos en taludes respecto a aquellos situados en el suelo no fueron significativamente distintas en Tabernas (0.018 ± 0.010 , $n=12$ vs. 0.046 ± 0.015 , $n=13$; $\chi^2=2.4$, d. f.= 1, $p=0.12$), pero fueron mayores en los nidos en el suelo en La Oliva (0.000 ± 0.000 , $n=4$ vs. 0.024 ± 0.007 ,

$n=32$; $\chi^2=11.8$, d. f.= 1, $p<0.001$). La tasa de mortalidad en taludes fue marginalmente mayor en Tabernas que en La Oliva ($\chi^2=3.2$, d. f.= 1, $p=0.07$) y similar en los nidos colocados en el suelo al comparar ambas localidades ($\chi^2=1.8$, d. f.= 1, $p=0.18$).

En Tabernas, las tres variables medidas en los nidos en talud fueron excluidas del modelo cuando se evaluó su influencia sobre la depredación (GLZ, $p>0.10$ para todas las variables). En La Oliva, es importante mencionar que todos los nidos en talud con resultado conocido fueron exitosos ($n=4$) por lo que no pudimos evaluar la influencia de sus rasgos en la depredación. Para los nidos emplazados en el suelo, en Tabernas usamos como variables la visibilidad, el porcentaje de cobertura de la vegetación (promediado para el cuadrado delantero y el cuadrado a 5m), la altura máxima de la vegetación (promediada para los cuadrados delantero, trasero, a 5 y a 15m) y la inclinación del sustrato (promediada para los cuadrados delantero, trasero y a 5m). Ningún modelo resultó significativo en Tabernas (GLZ, $p>0.10$ en todas las variables). Las variables predictoras usadas para los nidos en suelo en La Oliva fueron la visibilidad, altura máxima de la vegetación (promediada de los cuadrados delantero, trasero, a 5m y a 15m) y la inclinación del sustrato (promediada para los cuadrados a 5 y 15m). Obtuvimos un modelo donde sólo la inclinación del sustrato fue marginalmente significativa (Wald- $\chi^2=3.5$, $p=0.06$) ya que los nidos exitosos tendieron a estar emplazados en pendientes más escarpadas que los depredados (inclinación media en grados \pm EE; 35.8 ± 1.8 vs. 29.7 ± 2.2 , $n=16, 23$, respectivamente).

Discusión

Los camachuelos trompeteros sitúan sus nidos en dos emplazamientos muy diferentes, directamente en el suelo o en agujeros en taludes, plasticidad que es poco habitual entre los passeriformes (Martin & Li 1992). El tener un amplio campo de visión

es característico de los nidos en talud gracias a la altura sobre el suelo a la que se encuentran. Sería de esperar, por tanto, que los nidos en taludes tengan una mayor visibilidad que los situados en el suelo tal y como sucede en La Oliva. Sin embargo, para colocar los nidos en el suelo en Tabernas los camachuelos seleccionaron emplazamientos con un campo de visión similar al de los nidos en taludes, al escoger parches con menos y más baja vegetación que la media. Por el contrario, en La Oliva los nidos fueron colocados en parches con una vegetación más alta de la media disponible. En ambas localidades los camachuelos emplazaron sus nidos en zonas con mayor pendiente que la que encontramos al azar. Mientras que el tipo de nido no tuvo una clara influencia sobre la depredación en Tabernas, éste fue decisivo en La Oliva ya que en esta última localidad hubo menos depredación en los taludes (aunque nuestro tamaño de muestra fue pequeño). La única variable que estuvo cerca de tener alguna influencia sobre la depredación para un tipo de nido determinado fue la inclinación del sustrato en La Oliva, donde los nidos depredados tendieron a estar en laderas menos pronunciadas.

Conocer la disponibilidad de lugares apropiados para nidificar es un factor clave para interpretar las diferencias poblacionales en el porcentaje de cada tipo de nido (esto es, agujero en talud vs. directamente en el suelo). Hay más taludes en Tabernas (15.7% de los cuadrados muestreados, $n=667$) que en La Oliva (2.4%, $n=740$) lo que probablemente habrá permitido a los camachuelos emplazar un mayor número de nidos en taludes y escoger cavidades a mayor altura. Aunque nosotros no estudiamos las características de los taludes, otros autores han demostrado que taludes mayores ponen a disposición de las aves una mayor cantidad de nidos potenciales (e.g. Blanco et al. 1998). Estas características de las localidades de estudio podrían explicar las diferencias entre las dos localidades ya que las aves en Tabernas tendrían más agujeros en los

taludes a su disposición. Las razones para la variación interanual encontrada en Tabernas a propósito de los porcentajes de cada tipo de nido nos son desconocidas.

Los taludes proveen protección frente a los depredadores que no vuelan o trepan, reduciendo el número de depredadores potenciales y la depredación del nido (Penloup et al. 1997). Nosotros encontramos apoyo para esta hipótesis en La Oliva, donde el conjunto de depredadores es más pobre y ningún nido en talud fue depredado. Por el contrario, los datos de Tabernas sugieren que en localidades habitadas por una amplia variedad de depredadores, con su amplia variedad de técnicas de rastreo, ésta protección no resulta suficiente (Mezquida 2004). La ausencia de claras diferencias en las tasas de depredación entre los dos tipos de nido (esto es, talud y suelo) es la explicación más plausible para el amplio uso de ambos emplazamientos en Tabernas. No obstante, es posible que hayamos infraestimado el éxito reproductor de los nidos en taludes, ya que no pudimos controlar los nidos contruidos dentro de cavidades inaccesibles (estos nidos representan 6 de 7 nidos con resultado desconocido en Tabernas) y, por tanto, los nidos mejor protegidos debido a su inaccesibilidad no hayan sido analizados. De hecho, el número de nidos depredados en Tabernas no varió entre talud y suelo (ji-cuadrado con la corrección de Yates, 8 nidos depredados de 17 en talud vs. 14 de 18 in suelo, $\chi^2=2.3$, d. f.= 1, $p>0.05$), mientras que, asumiendo que esos 6 nidos hubieran sido exitosos, la depredación hubiera sido menor en los nidos situados en taludes (ji-cuadrado con la corrección de Yates, 8 de 23 vs. 14 de 18, $\chi^2=5.9$, d. f.= 1, $p<0.05$).

Un resultado interesante es que una vez que los camachuelos han decidido -o se han visto forzados por la escasez de huecos en los taludes- a criar en el suelo, construyen sus nidos en parches de vegetación con similares alturas máximas entorno al nido en las dos localidades (Fig. 4), lo que implica patrones opuestos de selección de la altura máxima de la vegetación en cada localidad. Mientras que en Tabernas los pájaros

seleccionaron para anidar lugares con vegetación más baja que al azar, en La Oliva, donde la media de la vegetación disponible es más baja, seleccionaron parches con arbustos más altos que la media disponible. La selección del porcentaje de cobertura de la vegetación es más refinada en Tabernas, ya que hay un gradiente desde el cuadrado delantero hacia el azar, mientras que en La Oliva no hubo diferencias significativas. Finalmente, en ambos lugares los camachuelos seleccionaron para nidificar emplazamientos con mayores inclinaciones que el azar. Merece la pena hacer notar que en La Oliva, mientras que los camachuelos buscan laderas con pronunciadas pendientes (representadas por los cuadrados a 5 y 15m) para nidificar, éstos construyen los nidos en pequeñas depresiones en estas mismas laderas (los cuadrados delantero y trasero tienen pendientes similares al azar). Las piedras, que son comúnmente utilizadas por los camachuelos para esconder sus nidos en La Oliva (41 de los 50 nidos en suelo fueron contruidos al menos parcialmente bajo rocas), son más abundantes en estas depresiones (R. Barrientos, observación personal). Este ocultamiento de los nidos bajo piedras y entre arbustos reduce el ángulo de visión de los nidos en el suelo en La Oliva.

Una explicación para las diferencias encontradas entre localidades en la selección de hábitat y las características del nido podría ser la presencia de distintos conjuntos de depredadores en cada área. Distintos depredadores localizan los nidos usando diferentes métodos y pistas sensitivas (visual, olfatoria, termal o acústica). Esto sugiere que, ya que las estrategias defensivas son específicas para cada tipo de depredador (Halupka 1999), la composición del actual conjunto de depredadores podría inducir tanto una selección diferencial del hábitat de nidificación como las características del nido en las aves nidificantes (Söderström et al 1998; Martin & Joron 2003). Ricklefs (1989) sugiere que distintos tipos de nido son probablemente vulnerables a distintos depredadores dependiendo de sus estrategias de caza y de sus

capacidades sensoriales. En Tabernas, la mayoría de los depredadores (esto es, reptiles, roedores, garduñas o zorros) no usan aproximaciones visuales. Es más, mientras los reptiles (esencialmente diurnos) son un grupo importante de depredadores potenciales en Tabernas, están ausentes en La Oliva. Por tanto sugerimos que los camachuelos nidificantes en el suelo en Tabernas construyen sus nidos en zonas abiertas para asegurarse un amplio campo de visión para detectar a los potenciales depredadores y escapar tan pronto como sea posible (Yanes & Oñate 1996). Por el contrario, en La Oliva, los camachuelos esconden sus nidos en laderas con vegetación alta y normalmente bajo piedras. El esconder el nido es una estrategia antidepredadora óptima en presencia de depredadores diurnos que se guían por la vista como los alcaudones, ardillas y cuervos (Martin & Joron 2003; Eggers et al. 2006). Permanecer en silencio en un nido bien oculto sería también óptimo para evitar depredadores que emplean el oído para detectar a sus presas, como los gatos. Éstos, junto con las ardillas, son los depredadores más comunes en La Oliva.

No obstante, sería interesante comprobar experimentalmente nuestra explicación en futuros estudios, ya que no encontramos claras evidencias de que la selección de hábitat dentro de una determinada categoría de nido (talud o suelo) tuviera ningún efecto sobre la depredación. Las características del talud no parecen tener influencia sobre las tasas de depredación, ya que mientras que las variables estudiadas no afectaron a la depredación en Tabernas, todos los nidos en talud fueron exitosos en La Oliva. Sin embargo, como nuestros tamaños de muestra son pequeños y no pudimos seguir todos los nidos, nuestras conclusiones deben tomarse con cierta cautela. Mientras que no encontramos modelos significativos para los nidos situados en el suelo en Tabernas, el modelo para La Oliva sugiere que pendientes más pronunciadas tienden a ser más seguras, aunque el patrón fue sólo marginalmente significativo. Los principales

depredadores en La Oliva fueron gatos cimarrones y ardillas de tierra, los cuales están asociados a los humanos. Los gatos, que se distribuyen entorno a los asentamientos humanos (Medina et al. 2008), y las ardillas, que con frecuencia se instalan en los taludes de los bancales (López-Darías & Lobo 2008), están ampliamente distribuidos en Fuerteventura. Tanto los asentamientos humanos como los campos de cultivo se encuentran con frecuencia en los fondos de los valles. Por tanto, criar cerca de la cima de los valles, donde las pendientes son más pronunciadas y los nidos se encuentran probablemente más lejos de gatos y ardillas, podría ser una opción segura que redujese las tasas de depredación.

Una ausencia de claras relaciones entre las variables de nidificación y la depredación es común en la literatura ornitológica (e.g. Mezquida & Marone 2002; Forstmeier & Weiss 2004; Mezquida 2004). Una posible explicación para la ausencia de más resultados significados en nuestras localidades es que ninguno de los depredadores antes mencionados está especializado en camachuelos, sino que son depredadores accidentales (Vickery et al. 1992). Mientras cazan otras presas, pueden ocasionalmente encontrarse y depredar nidadas de camachuelo trompetero. Este tipo de depredación accidental, que no altera el comportamiento de búsqueda de comida (Vickery et al. 1992), puede limitar un hipotético fortalecimiento de las defensas (i.e., una mayor importancia de la selección de hábitat para evitar la depredación), porque no hay patrón de búsqueda de nidos de camachuelo por parte de los depredadores. Es más, las estrategias de selección de lugar de nidificación varían sólo cuando los costes y beneficios asociados a nidificar en diferentes emplazamientos varían consistentemente (Forstmeier & Weiss 2004). Una segunda explicación para la ausencia de un patrón más fuerte dirigido a evitar la depredación podría ser que la amplia diversidad de depredadores presentes (y la consecuente diversidad de estrategias depredadoras) lleve a

una elevada depredación independientemente de la selección de hábitat, simplemente porque sea difícil encontrar una ubicación segura para el nido (Mezquida 2004). Es más, altas densidades de un único depredador pueden también causar similar fracaso reproductor. Por ejemplo, a pesar de que el mosquitero sombrío *Phylloscopus fuscatus* construye sus nidos a mayor altura respecto al suelo cuando la densidad de su mayor depredador es alta, las tasas de depredación son mayores como consecuencia de esa mayor presión depredadora (Forstmeier & Weiss 2004).

En resumen, nuestros datos muestran que los camachuelos trompeteros pueden criar en dos tipos de nidos muy diferentes, en el suelo y en taludes. Mientras que en un área de estudio, La Oliva, criar en taludes aumentó el éxito reproductor, en otra, Tabernas, no encontramos diferencias. Nuestros resultados también muestran que los camachuelos seleccionaron diferentes patrones de altura de la vegetación con respecto al hábitat general en diferentes áreas cuando criaron en el suelo. En Tabernas, tendieron a colocar en nido en parches con vegetación más baja que la media, mientras que en La Oliva los nidos los situaron en parches con mayores alturas de la media. Estos patrones opuestos llevaron a un uso similar del hábitat en dos lugares con muy diferente disponibilidad del mismo. Sugerimos como hipótesis que esta distinta selección del hábitat de nidificación podría estar encaminada a reducir el riesgo de depredación derivado de los diferentes conjuntos de depredadores presentes en cada zona, aunque, como han puesto de manifiesto otros estudios, la eficacia de ésta selección del hábitat de nidificación es reducida bajo un alto riesgo de depredación.

CAPÍTULO 3

Biología reproductora del camachuelo trompetero en la periferia de su rango de distribución: un estudio con una población continental en expansión y una insular

Resumen

Los estudios de los parámetros reproductores en poblaciones periféricas se han centrado en especies con rangos estables o en regresión. Sin embargo, los estudios de poblaciones periféricas en expansión han sido escasos. Por otro lado, las islas se pueden considerar un tipo de poblaciones periféricas. Usando un paseriforme de zonas áridas, el camachuelo trompetero, comparamos el tamaño de puesta entre dos poblaciones periféricas, una en expansión localizada en Tabernas (sureste de la Península) y otra localizada en una isla (La Oliva, Fuerteventura, Islas Canarias) y la presumible población fuente de ambas en el noroeste de África. También exploramos las posibles diferencias en los parámetros reproductores entre ambas poblaciones periféricas considerando la existencia de diferencias en las presiones selectivas como la depredación u otros factores bióticos. No encontramos diferencias en el tamaño de puesta entre las poblaciones periféricas y la del norte de África. Por otro lado, nuestros resultados muestran que la estancia de los pollos en el nido fue más corta y la productividad marginalmente menor en Tabernas que en La Oliva. Estos hechos parecen estar asociados con diferencias en las tasas de depredación de nido, aunque otros factores no estudiados aquí pudieran influir también. El resto de parámetros reproductores fueron similares entre estas dos poblaciones periféricas.

Autores: Rafael Barrientos, Andrés Barbosa, Francisco Valera, Eulalia Moreno

Una versión de este capítulo se encuentra en segunda revisión en *Journal of Arid Environments*

Introducción

Aunque hay muchos factores ambientales que pueden influir en las poblaciones periféricas (Hoffmann & Blows 1994), estas poblaciones se suelen caracterizar por habitar áreas subóptimas y, por tanto, por presentar peores valores reproductores que las poblaciones establecidas en el centro del área de distribución (Slagsvold 1981; Sanz 1997, 1998; Fargallo 2004). No obstante, la definición de población periférica es en cierta forma compleja puesto que muchos rasgos de las poblaciones locales pueden ser entendidos sólo en referencia a una escala regional (Gaston 1996). Por ejemplo la dinámica de una determinada población marginal y, por tanto, su clasificación, puede depender de su historia. Como los rangos de distribución de las especies no son constantes, es posible establecer diversos tipos de poblaciones periféricas en base a su tendencia actual: estable, regresiva o expansiva. El estudio de poblaciones en distintas fases es básico para comprender los mecanismos implicados en las variaciones del rango de distribución (Gaston 1996). La mayoría de los estudios llevados a cabo en poblaciones periféricas comparten la idea de que estas poblaciones tienen menores productividades que aquellas establecidas en el centro de área de distribución (revisado en Hoffman & Blows 1994; véase también Sanz 1997, 1998; García & Arroyo 2001; Brewer & Gaston 2003; Fargallo 2004; Díaz et al. 2007). Se han argumentado varias razones para explicar esas menores productividades en las poblaciones marginales. Por ejemplo, en lo que respecta a las aves, las poblaciones periféricas se asume que tienen menor disponibilidad de recursos, lo que lleva a un tamaño de puesta menor (Slagsvold 1981; Sanz 1997, 1998; Fargallo 2004). Partiendo del punto de que los reproductores que habitan poblaciones marginales son de peor calidad (Møller 1995), esta peor calidad parental podría reducir la tasa de eclosión (Potti & Merino 1996) o la tasa de vuelo (Sanz 1997, 1998). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en

poblaciones bien establecidas o en regresión. Por el contrario, hasta donde nosotros sabemos, poca atención se ha prestado al estudio de la biología reproductora de poblaciones periféricas envueltas en procesos expansivos. En este particular periodo, sería esperable una mayor producción de individuos para abastecer a la expansión en curso (Sánchez-Lafuente et al. 2001; Soutullo et al. 2006).

Las islas son otro tipo particular d población periférica. La ecología de las poblaciones insulares puede variar respecto a sus congéneres continentales en diversos aspectos de sus estrategias vitales (revisado en Whittaker 1998; Blondel 2000). En lo que respecta a los parámetros reproductores, existe una tendencia general a reducir el tamaño de puesta en las poblaciones insulares (revisado en Martin 1992; Blondel 2000; véase también Förschler & Kalko 2006; García-del-Rey et al. 2007; Rodríguez & Rodríguez 2007). La reducida depredación, la elevada tasa de supervivencia adulta y la alta densidad de conespecíficos típicas de las islas se han asociado con esta reducción en los tamaños de puesta (Whittaker 1998; Blondel 2000).

El camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*, Lichtenstein, 1823) ofrece una buena oportunidad para estudiar los parámetros reproductores en diferentes poblaciones periféricas. Se trata de un fringílido que se encuentra en las regiones áridas templadas desde Oriente Medio hasta las Islas Canarias (Cramp & Perrins 1994). En los 70, la especie comenzó a expandirse hacia el norte ocupando áreas del sudeste ibérico (Carrillo et al. 2007a). Se registró como reproductor por primera vez en el desierto de Tabernas (provincia de Almería) en 1971 (García 1972). Desde entonces, y durante los últimos 25 años, su distribución se ha expandido 250 km al norte (Carrillo et al. 2007a), siendo Tabernas el principal núcleo reproductor en la Península (Manrique et al. 2003). Por tanto, el sudeste ibérico es actualmente el límite norte de su rango de distribución (Carrillo et al. 2007a). Por otra parte, la especie colonizó las Canarias hace más de 7000

años (Castillo et al. 2001). Las aves de la Península son genéticamente similares a las de África, su fuente para la expansión, y ambas diferentes de aquellas establecidas en las Canarias (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

Este capítulo compara los parámetros reproductores de dos poblaciones periféricas de camachuelo trompetero: una recientemente establecida, aún en expansión, en el límite norte de la distribución de la especie (Tabernas, sudeste de la Península Ibérica) y otra establecida en una isla (La Oliva, Fuerteventura, Islas Canarias). Primero, comparamos el tamaño de puesta entre ambas poblaciones periféricas y su presumible fuente, el norte de África (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Si Tabernas actúa como una típica población marginal, esperaríamos que el tamaño de puesta fuese menor que el de la población fuente porque sería esperable una peor calidad del hábitat en la periferia del área de distribución (Slagsvold 1981). Alternativamente, si Tabernas actúa como la fuente del proceso expansivo, el tamaño de puesta debiera ser similar o incluso mayor al compararlo con la principal población fuente. Por otro lado, el tamaño de puesta debería ser menor en la isla que en el continente debido a los efectos del síndrome de islas (Blondel 2000).

Segundo, exploraremos las posibles diferencias en los parámetros reproductores entre ambos tipos de poblaciones periféricas considerando las diferencias en presiones selectivas como la depredación (véase el **Capítulo 2**) u otros factores bióticos.

Material y Métodos

La cría se siguió entre febrero y agosto en 2004 y 2005 en el desierto de Tabernas (37° 02' N, 02° 30' O), provincia de Almería. Se trata de un área de 12 km² emplazada a 260 m s.n.m. donde la reproducción del camachuelo se detectó por primera vez en la Península (García 1972). La reproducción se controló en La Oliva,

Fuerteventura, Islas Canarias (28° 35' N, 13° 58' O) de enero a abril del 2005 en un área de 18 km² situada a 220 m s.n.m. Los datos del tamaño de puesta en el norte de África se tomaron de Heim de Balsac & Mayaud (1962) y Etchécopar & Hüe (1964).

En nuestro trabajo de campo, los nidos fueron encontrados tras seguir a los padres con telescopio desde puntos de observación prominentes o por casualidad al caminar. Se realizó el mismo esfuerzo (i.e. 5-6 días por semana) para el seguimiento de los nidos en ambas poblaciones y años. La actividad de los padres fue observada durante la incubación mediante telescopios cada 3-5 días y el número de visitas (2-5) fue limitado para reducir el posible riesgo de depredación debido a las visitas humanas. Cuando no se observó actividad parental durante la incubación, nos aproximamos a los nidos para verificar su estado. La puesta se consideró completada cuando no hubo aumento en el número de huevos entre dos visitas consecutivas. El periodo de incubación se calculó en aquellos nidos observados desde la puesta hasta la eclosión. Aunque los camachuelos pueden hacer incubaciones parciales antes de que la puesta esté completa (R. Barrientos, observación personal), calculamos como periodo de incubación el número de días desde que se puso el último huevo hasta que el primero eclosionó. Tras siete días de incubación, los nidos se visitaron diariamente para precisar la fecha exacta de eclosión. La tasa de eclosión fue el porcentaje de huevos eclosionados sobre el total de los puestos. Los nidos fueron controlados diariamente tras el séptimo día después de la eclosión para precisar la fecha de vuelo y el número de volantones. El tiempo de estancia de los pollos en el nido se estableció entre la fecha de eclosión y la de abandono del nido por los pollos. Los nidos para los que no pudimos controlar completamente el periodo de incubación o de estancia de los pollos en el nido no fueron incluidos en los correspondientes análisis, por lo que los tamaños de muestra para los distintos parámetros pueden variar (Tabla 1). Un nido se consideró exitoso si al

menos voló un pollo o éstos se vieron fuera del nido lo suficientemente emplumados como para volar. La tasa de vuelo se calculó como el número medio de pollos por nido en aquellos nidos en los que al menos voló un pollo. La productividad se calculó como el número medio de volantones por pareja, incluidas aquellas con fracaso reproductor.

Juntamos los datos de ambos años en Tabernas porque no hubo diferencias en ninguno de los parámetros estudiados (Mann-Whitney U-tests, $p > 0.05$; véase también el **Capítulo 4** y Barrientos et al. 2007). Para el norte de África usamos la información sobre el tamaño de puesta que figura en Heim de Balsac & Mayaud (1962) para 106 puestas del noroeste del continente y en Etchécopar & Hüe (1964) para 20 puestas de Túnez. Usamos las comparaciones planeadas del ANOVA (según figuran en el paquete Statistica 7.0, StatSoft) para evaluar las diferencias en el tamaño de puesta entre ambos conjuntos de datos en el norte de África y por un lado Tabernas y, por otro, La Oliva. También usamos comparaciones planeadas para estudiar las diferencias en esta variable entre Tabernas y La Oliva. Usamos un ANOVA para evaluar las diferencias en la duración del periodo de incubación y la tasa de eclosión entre Tabernas y La Oliva. Tratamos de normalizar la duración del periodo de pollos, la tasa de vuelo y la productividad mediante la transformación de la raíz cuadrada del arcoseno. Sin embargo, debido a la falta de normalidad en estas variables después de tales transformaciones, usamos la prueba de la U de Mann-Whitney con las variables sin transformar para analizar las diferencias entre ambas poblaciones periféricas en estas variables.

Resultados

Encontramos 25 nidos en Tabernas en el 2004 y 24 en el 2005, aunque sólo pudimos obtener datos de 22 y 17 nidos, respectivamente (Tabla 1). De los 55 nidos encontrados en La Oliva, no pudimos seguir 8 (Tabla 1). No hubo diferencias en el

Población	Tamaño de puesta	Periodo de incubación	Tasa de eclosión	Periodo de pollos	Tasa de vuelo	Productividad	Fuente
Tabernas	5.0±0.2 (15)	12.5±0.2 (14)	89.3±4.8 (9)	12.8±0.5 (10)	3.5±0.5 (11)	1.1±0.3 (39)	Capítulo 4; este estudio
La Oliva	4.9±0.1 (40)	12.3±0.2 (22)	91.9±2.4 (27)	13.5±0.2 (22)	4.2±0.2 (24)	1.9±0.3 (47)	Este estudio
Marruecos, Argelia, Túnez	5.1±0.1 (106)						Heim de Balsac & Mayaud 1962
Túnez	4.9±0.1 (20)						Etchécopar & Hüe 1964

Tabla 1. Comparación de los parámetros reproductores del camachuelo trompetero en Tabernas (población continental en expansión en el sudeste peninsular), La Oliva (Islas Canarias) y dos áreas en África (población continental estable). Los datos crudos de África provienen de Heim de Balsac & Mayaud (1962) y de Etchécopar & Hüe (1964). Los datos se presentan como media ± EE de huevos (tamaño de puesta), porcentaje de huevos viables (tasa de eclosión), número de días (periodos de incubación y de pollos) y número de pollos (tasa de vuelo y productividad). Los tamaños muestrales se muestran entre paréntesis.

tamaño de puesta entre Tabernas y el norte de África (Comparaciones planeadas, $n_{\text{Tabernas}} = 15$, $n_{\text{Norte de África}} = 126$, $F_{1, 177} = 0.0$, $p = 0.96$), entre el norte de África y La Oliva (Comparaciones planeadas, $n_{\text{La Oliva}} = 40$, $n_{\text{Norte de África}} = 126$, $F_{1, 177} = 1.4$, $p = 0.23$) ni entre Tabernas y La Oliva (Comparaciones planeadas, $n_{\text{Tabernas}} = 15$, $n_{\text{La Oliva}} = 40$, $F_{1, 177} = 0.7$, $p = 0.40$). Entre Tabernas y La Oliva, no hubo diferencias en la duración del periodo de incubación ($n_{\text{Tabernas}} = 14$, $n_{\text{La Oliva}} = 22$, $F_{1, 34} = 0.4$, $p = 0.53$), la tasa de eclosión ($n_{\text{Tabernas}} = 9$, $n_{\text{La Oliva}} = 27$, $F_{1, 34} = 0.3$, $p = 0.59$) ni la tasa de vuelo ($Z_{\text{adj}} = 1.5$, $n_{\text{Tabernas}} = 11$, $n_{\text{La Oliva}} = 24$, $p = 0.15$). Por el contrario, mientras que el periodo de estancia de los pollos en el nido fue más corto en Tabernas que en La Oliva ($Z_{\text{adj}} = 2.2$, $n_{\text{Tabernas}} = 10$, $n_{\text{La Oliva}} = 22$, $p = 0.03$), la productividad fue marginalmente más alta en La Oliva ($Z_{\text{adj}} = 1.8$, $n_{\text{Tabernas}} = 39$, $n_{\text{La Oliva}} = 47$, $p = 0.07$).

Discusión

La información sobre la biología reproductora del camachuelo trompetero es muy escasa en la literatura ornitológica (véase no obstante Heim de Balsac & Mayaud 1962; Etchécopar & Hüe 1964; Cramp & Perrins 1994; Barrientos et al. 2007) y los datos se restringen principalmente a estudios locales. Por tanto, este capítulo constituye la primera aproximación desde un punto de vista biogeográfico a este tema. Una de las poblaciones estudiadas se localiza en el borde del rango de distribución (Tabernas, sudeste de España) y se encuentra inmersa en un proceso expansivo (Carrillo et al. 2007a). Otra está localizada en las Islas Canarias (La Oliva, Fuerteventura). El noroeste de África es la presumible fuente de población de Tabernas (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**) y también de las poblaciones de las Islas Canarias, estando estas últimas genéticamente diferenciadas a día de hoy (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Nuestros

resultados no muestran diferencias en el tamaño de puesta ni entre la fuente y la población en expansión ni entre una población continental estable y una insular.

Las poblaciones continentales se han asociado habitualmente con hábitats marginales y, por tanto, parámetros reproductores como el tamaño de puesta, se espera que sean menores. Esto se puede deber a unas peores condiciones para la cría (Slagsvold 1981; Sanz 1997, 1998; Fargallo 2004) y/o a una peor calidad parental (Møller 1995) en estas poblaciones marginales. Sin embargo, nosotros no encontramos diferencias en el tamaño de puesta entre Tabernas y el norte de África, lo que podría indicar que el hábitat ocupado por el camachuelo trompetero en el sudeste ibérico es tan bueno como el de la población fuente. Es más, la calidad de los adultos podría ser similar. Este escenario se podría explicar en base al fuerte flujo génico desde África a las poblaciones ibéricas (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**) las cuales repetidamente reciben individuos desde el continente africano. Estos resultados parecen indicar que ambas poblaciones, la norteafricana y la de Tabernas, están alimentando el proceso expansivo.

Diversos estudios han encontrado que las aves insulares tienen reducidos tamaños de puesta comparado con sus parientes continentales debido a la reducida depredación, la alta tasa de supervivencia adulta y las mayores densidades poblacionales típicas de las islas (Whittaker 1998; Blondel 2000). Sin embargo, nosotros no encontramos tal reducción ya que ambas poblaciones no difirieron en sus tamaños de puesta. Desafortunadamente, no tenemos datos ni de la tasa de depredación ni de la densidad en el Norte de África para explicar nuestros resultados, aunque podríamos especular con que ambas sean similares en estas dos poblaciones.

En lo que se refiere a las comparaciones entre ambas poblaciones periféricas, nuestros resultados presentan un menor periodo de estancia de los pollos en el nido y

una productividad marginalmente menor en Tabernas. Por el contrario, otras variables como el tamaño de puesta, la duración de la incubación y las tasas de eclosión o de vuelo no variaron entre ambas localidades. Varias causas no excluyentes podrían explicar las diferencias encontradas en la duración de la estancia de los pollos en el nido. Primero, la tasa de depredación de la nidada es uno de los principales factores que explican la reducción del periodo de pollos a nivel intraespecífico (Halupka 1998), siendo esta relación consistentemente negativa también a nivel interespecífico (Martin & Li 1992; Bosque & Bosque 1995; Martin 1995; Kleindorfer et al. 1997; Yanes & Suárez 1997; Remeš & Martin 2002). Las mayores tasas de depredación encontradas en Tabernas (60.0% de las polladas depredadas vs. 47.8%, **Capítulo 2**) podrían por tanto explicar el acortamiento del periodo de estancia de los pollos en el nido encontrado en esta localidad. Los mecanismos para esta relación entre la depredación y la duración del periodo de pollos incluyen un crecimiento más rápido de los pollos y un abandono temprano del nido (Halupka 1998). Explicaciones alternativas para el patrón encontrado incluyen la variación en el alimento aportado por los padres como consecuencia de la existencia de diferencias en la disponibilidad de recursos que podrían reducir la tasa diaria de crecimiento en la población más pobre (Schekkerman et al. 1998; McCarty 2001) o diferencias en la inversión parental (Martin 1987). Si este fuera el caso, la tasa de vuelo debería verse también afectada; sin embargo, nosotros no observamos tal cosa. Por tanto, la abundancia de comida parece una explicación menos plausible para las diferencias encontradas en nuestro estudio para la duración del periodo de pollos. Finalmente, diferencias en la carga parasitaria podrían provocar también diferencias en la duración de la estancia de los pollos en el nido (Møller 1990, 2005). Desafortunadamente, no contamos con información suficiente sobre esta variable como para evaluar esta hipótesis. Sin embargo, no encontramos diferencias en la duración de

la fase de incubación, que debería ser más corta en la población más parasitada (véase Møller 2005 para un estudio interespecífico) y, por tanto, podemos excluir también esta explicación. Es más, la carga parasitaria en especies básicamente solitarias que crían en nidos abiertos que no reutilizan, como es el caso del camachuelo trompetero (R. Barrientos, observación personal), es normalmente muy baja (Møller & Erritzøe 1996; R. Barrientos, observación personal), lo que hace tal posibilidad muy improbable (no obstante, véase Berggren 2005). En cuanto a las diferencias marginales en productividad, éstas parecen deberse a las diferencias en depredación ya que las pérdidas por desnutrición o abandono del nido fueron escasas (2% en total) y no hubo diferencias en las tasas de vuelo.

En resumen, no encontramos diferencias en el tamaño de puesta entre una población continental estable y una periférica en expansión ni entre la primera y una insular. Nuestros resultados parecen indicar la probable similitud entre estas poblaciones en los factores implicados en las potenciales variaciones en el tamaño de puesta, aunque haría falta más información de la población africana para confirmarlo. Los parámetros reproductores que fueron distintos entre las dos clases de poblaciones periféricas, esto es, la duración de la estancia de los pollos en el nido y la productividad, parecen estar influidos por la depredación del nido. Las conclusiones extraídas de nuestro estudio no nos permiten clasificar Tabernas como una típica población periférica de baja calidad sino que sugieren que también contribuye, junto con las aves provenientes del norte de África, al actual proceso expansivo descrito en el camachuelo trompetero.

CAPÍTULO 4

La temperatura pero no la lluvia influye en la fenología reproductora de un ave de desierto, el camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*)

Resumen

El resultado final de la reproducción en aves depende de varios factores, siendo uno de los más importantes la fenología de la reproducción. Las aves tratan de ajustar el nacimiento y crecimiento de sus descendientes al pico de la producción vegetativa para tratar de asegurar la supervivencia de los volantones. En ambientes áridos, donde las condiciones climatológicas son a menudo extremas, las aves se enfrentan a condiciones abióticas impredecibles. Este estudio emplea una población periférica de camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*) como modelo para comprobar si las variables climáticas (lluvia y temperatura) influyen en los parámetros reproductores al comparar dos años con climas muy diferentes. El estudio se llevó a cabo en el desierto de Tabernas (sudeste de España) en 2004 y 2005. La comparación entre las fechas de puesta muestra un retraso de 40 días en la fecha de la primera puesta en el año más frío (la media de las temperaturas mínimas fue 3°C menor en 2005 que en 2004). Sin embargo, una vez que la temporada de cría comenzó, el número de puestas, el tamaño de puesta, la duración del periodo de incubación, la de la fase de pollo, la tasa de vuelo y la productividad fueron similares. Una posible explicación para este retraso es que las bajas temperaturas no permiten la germinación de *Diploaxis sp.*, una planta que es la base de la dieta del camachuelo trompetero durante la primavera. Esta ausencia podría impedir el inicio de la cría, aunque otros factores relacionados con la temperatura podrían estar también involucrados. Aunque frecuentemente se ha considerado a la

lluvia como un factor limitante para las aves de zonas áridas, nuestro trabajo de dos años muestra que la temperatura puede también influir en la biología reproductora de las aves de zonas áridas, al afectar a su fenología.

Journal of Ornithology 148: 411-416

Autores: Rafael Barrientos, Andrés Barbosa, Francisco Valera, Eulalia Moreno

Introducción

Entre los parámetros reproductores, la decisión de cuando empezar a criar, o fenología reproductora, es uno de los factores más influyentes en el éxito reproductor en la mayoría de las aves de climas templados (Lack 1968; Dunn 2004), y por tanto, crucial para entender las diferencias en eficacia biológica entre individuos y poblaciones (Daan et al. 1990). Para asegurar el éxito reproductor, las aves deben criar sólo cuando las condiciones sean apropiadas para la producción de una descendencia viable (Wallen & Schneider 1999). El principal factor que determina el comienzo de la cría es el fotoperiodo (Wingfield & Farner 1980; Dawson et al. 2001), pero las variables climáticas como las precipitaciones y la temperatura tienen también un importante papel (Immelmann 1971). Estas variables ambientales pueden también afectar a otros parámetros reproductores, como los costes de incubación (Reid et al. 2000) o el aporte de comida (Hoset et al. 2005) entre otros.

Específicamente, para aves de regiones áridas, la lluvia es el parámetro climático más comúnmente analizado en relación con los parámetros reproductores (e.g. Zann et al. 1995; Li & Brown 1999; Lloyd 1999; Morrison & Bolger 2002), principalmente por su importancia en la producción primaria y en la consecuente disponibilidad de alimento. Sin embargo, otras variables climáticas, como la temperatura, no han sido estudiadas en relación con los parámetros reproductores (ver, no obstante, Lloyd 1999; Illera & Díaz 2006), aunque su influencia en la disponibilidad de comida es obvia también. En general, unas temperaturas más altas favorecen la formación de los huevos y el ajuste de la puesta orientado a coordinarlo con el pico de abundancia de alimento (Lack 1950; 1968). De hecho, unas temperaturas suaves durante la primavera temprana adelantan la cría en algunas aves (Schmidt 1984; Brown et al. 1999). Es más, durante primaveras frías en climas templados, se ha observado un retraso en la cría tanto bajo condiciones

naturales (Dhondt & Eyckerman 1979) como controladas (Meijer et al. 1999). Las variables climáticas pueden ser más importantes en especies granívoras debido a sus efectos sobre el ciclo reproductor de las plantas (Lloyd 1999). En este manuscrito nosotros usamos al camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*), un granívoro estricto distribuido a lo largo de las regiones templadas áridas entre Oriente Medio y la Península Ibérica (Cramp & Perrins 1994), como modelo para comprobar la influencia de la temperatura y la lluvia sobre la reproducción de una ave de desiertos en un área semiárida. Usamos como periodo de análisis el año 2005, un año donde las temperaturas fueron inusualmente bajas en febrero y marzo, pero las precipitaciones fueron altas comparado con las del 2004.

Adicionalmente, la mayoría de los estudios sobre la reproducción en paseriformes se ha centrado en especies con bajas tasas de depredación, mientras que la biología reproductora de especies con altas tasas de depredación en el nido, como el camachuelo trompetero, no es bien conocida (Suárez et al. 2005). Es más, las regiones áridas de Europa han sido poco estudiadas a pesar de ser uno de los ecosistemas más originales del paleártico occidental. Un gran número de especies endémicas o raras habitan estos ecosistemas, y la conservación de la mayoría de éstas es prioritaria (Suárez et al. 1993). La distribución y abundancia de muchas de ellas ha sufrido recientes cambios (BirdLife International 2004). En la mayoría de los casos sus distribuciones se han visto reducidas como consecuencia de los cambios en los usos del suelo (Serrano & Astrain 2005; Tella et al. 2005), y en muy pocas ocasiones sus rangos de distribución se han ampliado a resultas del reciente cambio climático (BirdLife International 2004; Carrillo et al. 2007).

Por tanto, este capítulo trata de: (i) la importancia relativa de dos variables climáticas, temperatura y precipitación, en dos años de climatología muy distinta, para

la reproducción de un ave de desierto; y (ii) presenta por primera vez datos detallados sobre la biología reproductora del camachuelo trompetero en una zona donde se ha establecido recientemente como consecuencia de la expansión de la especie (Carrillo et al. 2007).

Material y Métodos

El área de estudio se encuentra en el desierto de Tabernas, Almería (37° 02' N, 02°30' O), sudeste de España. Se trata de un área de unos 12 km² situada a 260 m s.n.m. y a 10 km de la población más cercana. El área se caracteriza por tener sustratos baldíos atravesados por barrancos con abruptas pendientes a media ladera. Los cortados arenosos tienen distintas orientaciones y las ramblas tienen sustratos con altos porcentajes de suelo desnudo. La vegetación, concentrada en el fondo de las ramblas, está dominada por herbáceas anuales como *Stipa tenacissima* y *Lygeum spartum* y arbustos xerófilos como *Salsola genistoides*, *Artemisia barrelieri*, *Launaea arborescens*, *Limonium tabernense* y *Anabasis articulata*. Las crucíferas anuales como *Diplotaxis* spp. y *Moricandia* spp. son también abundantes. El área de estudio tiene un clima mediterráneo semiárido, con precipitaciones medias anuales inferiores a los 250 mm. Este tipo de hábitat es característico de muchas otras localidades del árido sudeste de la Península Ibérica (Peinado et al. 1995).

Seguimos la población de camachuelo trompetero durante sendas temporadas de cría entre febrero y agosto en 2004 y 2005, siendo el área de estudio la misma en ambos años. La búsqueda de nidos (5-6 días por semana) se llevó a cabo con el mismo esfuerzo (esto es, idéntico número de investigadores y tiempo empleados) al lo largo del periodo de cría y en ambos años. Los nidos fueron encontrados al seguir a los padres con un catalejo desde puntos de observación prominentes que permitían controlar amplias áreas.

Los nidos en los que el periodo de incubación o la fase de pollos no fueron controlados de principio a fin no se incluyeron en los correspondientes análisis. Durante la incubación, la actividad de los adultos en el nido fue controlada con telescopio cada 3-5 días y el número de visitas (2-5) fue reducido para minimizar las molestias a las parejas y el posible incremento en el riesgo de depredación debido a las visitas humanas. Cuando no se detectó actividad de los adultos durante la incubación, nos acercamos al nido para comprobar su estado. Tras no detectar un incremento en el tamaño de puesta entre dos visitas consecutivas, la puesta se consideró completa. El periodo de incubación fue calculado sólo en aquellos nidos observados desde la puesta hasta la eclosión de los huevos. Aunque ocurren incubaciones parciales antes de que la puesta esté completa (autores, datos inéditos), nosotros consideramos como periodo de incubación el número de días desde que el último huevo fue puesto hasta que eclosionó el primero. Los nidos se visitaron a diario tras el día 7 de incubación para precisar la fecha de eclosión. El periodo de pollos fue calculado desde la eclosión hasta el abandono del nido. Los nidos fueron observados a diario con un telescopio a partir de los 7 días desde la eclosión para precisar la fecha y el número de volantones. Los nidos se consideraron exitosos cuando al menos voló un pollo o los pollos se vieron en los alrededores del nido pero lo suficientemente desarrollados como para volar. La tasa de vuelo se calculó como el número medio de volantones por nido en aquellos nidos en los que al menos voló un pollo. La productividad se calculó como el número de pollos volados por pareja controlada, incluidas aquellas con fracaso reproductor.

Los camachuelos emplean 4-6 días en el cortejo y 2-6 en construir los nidos (Cramp & Perrins 1994; autores, datos inéditos). Por tanto, cada pareja toma la decisión de comenzar a criar unas dos semanas antes de poner el primer huevo. Por tanto, para estudiar cómo las variables climáticas influyen en la fenología de cría, comparamos las

temperaturas mínimas diarias y la precipitación antes de la primera puesta conocida en 2004 y 2005. Usamos las temperaturas mínimas porque al principio de la temporada de cría son las más limitantes (Sanz 1998; Brown et al. 1999; Dunn 2004). Usamos los siguientes periodos para analizar la variación de los parámetros meteorológicos: (i) catorce días antes de la primera puesta en 2004 (PB04); (ii) los mismos días del calendario en 2005 (PB0405); (iii) catorce días antes de la primera puesta en 2005 (PB05) y (iv) el retraso entre el comienzo de la cría en 2005 comparado con 2004 (D05) definido como los días entre PB0405 y PB05 (véase Fig. 1 para los detalles). Los datos meteorológicos (temperatura mínima y precipitación diarias) provienen de la estación meteorológica de Tabernas (37°05' N, 02°18' O) situada a 18 km del área de cría (base de datos de la Junta de Andalucía). Para la comparación de la distribución de los nidos activos durante la estación, éstos fueron agrupados por semanas (Fig. 1).

La estadística fue analizada empleando tests de la U de Mann-Whitney y test pareados para las diferencias interanuales en los parámetros reproductores. Las diferencias en temperatura y precipitación fueron analizadas con tests de la t de Student.

Resultados

Las temperaturas mínimas en el desierto de Tabernas, que fueron marcadamente distintas en los periodos definidos para los dos años de estudio (Fig. 1), fueron (media en °C \pm error estándar (EE)) para PB04 (4.09 ± 0.59), PB05 (8.80 ± 0.57), PB0405 (1.11 ± 0.79) y D05 (2.16 ± 0.65). La precipitación diaria en los diferentes periodos (media en mm \pm EE) fue para PB04 (0.02 ± 0.02), PB05 (0.00 ± 0.00), PB0405 (2.07 ± 1.44) y D05 (1.73 ± 0.68). Las temperaturas fueron menores en el 2005 en las mismas fechas en las que comenzó la cría en el 2004 (PB04 vs. PB0405, $t = 4.02$, $n = 14$,

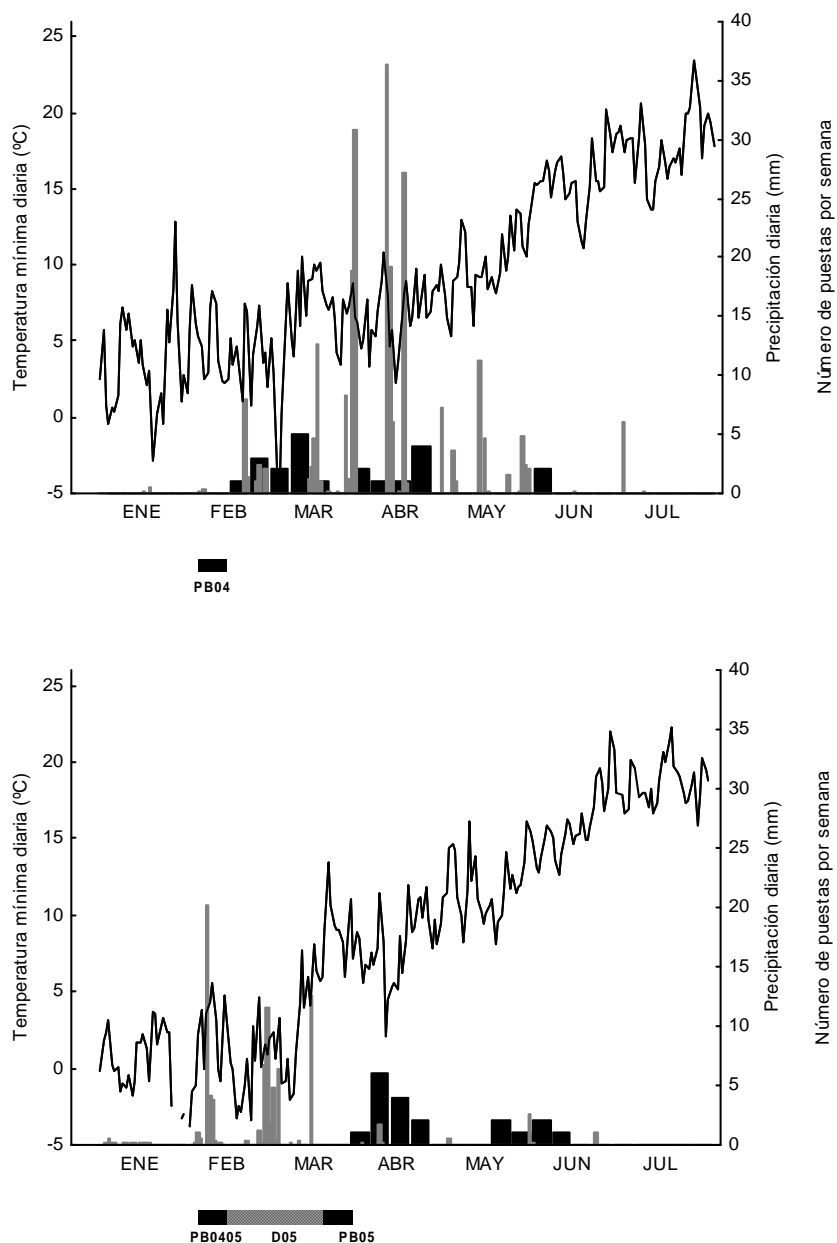


Figura 1. Temperatura mínima diaria (°C; línea negra), precipitación diaria (mm; barras grises) y número de puestas (barras negras) en Tabernas en 2004 (arriba) y 2005 (abajo). Las barras en la base marcan los periodos en los que se compararon las variables meteorológicas en el análisis.

$p < 0.01$) y hasta el comienzo de la cría en el 2005 (PB04 vs. D05, $n_{2004} = 14$, $n_{2005} = 27$, $t = 2.32$, $p = 0.03$). Sin embargo, no encontramos diferencias en las precipitaciones durante estos mismos periodos ($t = 1.40$, $n = 14$, $p = 0.18$; $t = 0.24$, $n_{2004} = 14$, $n_{2005} = 27$, $p = 0.81$, respectivamente). Por el contrario, durante el periodo previo al inicio de la cría en el 2005 (PB05), las temperaturas mínimas aumentaron marcadamente respecto a los días previos (D05), $t = 7.51$, $n_{PB05} = 14$, $n_{D05} = 27$, $p < 0.001$). Aunque la lluvia aumentó en el mismo periodo, las diferencias no fueron significativas ($t = 1.74$, $n_{PB05} = 14$, $n_{D05} = 27$, $p = 0.08$).

Un total de 25 nidos en el 2004 y 24 en el 2005 fueron seguidos, aunque para algunos nidos no se obtuvieron todos los parámetros reproductores, ya sea porque la cría estaba empezada cuando se encontró el nido o porque el nido fue depredado antes de que los huevos o los pollos completaran su desarrollo (Tabla 1). La fenología de cría

Año	Tamaño de puesta	Periodo de incubación	Periodo de pollos	Tasa de vuelo	Productividad
2004	5.1±0.3	12.5±0.2	13.4±1.0	3.5±0.7	1.0±0.4
	(n=12)	(n=11)	(n=5)	(n=6)	(n=22)
2005	4.7±0.3	12.7±0.9	12.2±0.4	3.4±0.7	1.1±0.4
	(n=3)	(n=3)	(n=5)	(n=5)	(n=17)

Tabla 1. Parámetros reproductores del camachuelo trompero en el desierto de Tabernas (Almería, sureste ibérico) en las temporadas de 2004 y 2005. Los datos se muestran como número medio de huevos ± EE (tamaño de puesta), número medio de días ± EE (periodos de incubación y pollos), y número medio de pollos ± EE por nido exitoso (tasa de vuelo) y por nido controlado (productividad). Los tamaños muestrales se presentan entre paréntesis.

fue distinta en los dos años porque en el 2005 la primera puesta fue detectada 40 días después (1 de abril) que la primera del 2004 (20 de febrero) (Fig. 1). Sin embargo, no encontramos correlación entre el número de puestas en los mismos periodos en 2004 y 2005 ($r_s = 0.20$, $n = 20$, $p = 0.38$). No hubo diferencias interanuales significativas en los siguientes parámetros reproductores (Tabla 1): número de puestas por semana ($z = 0.39$, $n = 20$, $p = 0.69$), tamaño de puesta ($z = 0.65$, $n_{2004} = 12$, $n_{2005} = 3$, $p = 0.48$), duración del periodo de incubación ($z = 0.16$, $n_{2004} = 11$, $n_{2005} = 3$, $p = 0.85$), duración de la fase de pollos ($z = 0.73$, $n_{2004} = 5$, $n_{2005} = 5$, $p = 0.44$), tasa de vuelo ($z = 0.09$, $n_{2004} = 6$, $n_{2005} = 5$, $p = 0.93$) o productividad ($z = 0.30$, $n_{2004} = 22$, $n_{2005} = 17$, $p = 0.77$).

Discusión

Nuestros resultados muestran que la temperatura, no la lluvia, afectan a la fenología de cría de un ave de desierto como el camachuelo trompetero. Las bajas temperaturas causaron un retraso de 40 días en la primera puesta del 2005 -un año frío-comparado con el más templado del 2004. Una vez que la reproducción empieza, todos los parámetros analizados fueron similares entre años. Varios estudios han puesto de manifiesto que las bajas temperaturas en la primavera temprana pueden causar un retraso en el comienzo de la reproducción, pero la mayoría de ellos se llevaron a cabo en regiones frías (Lack 1968; Dunn 2004). Hasta donde nosotros sabemos, éste es el primer estudio de tal efecto en un ave de zonas áridas.

Una de las más probables explicaciones para los efectos de la temperatura sobre la fenología reproductora es la relación de ésta con la abundancia de comida (Lack 1968; Dunn 2004). Los *Diploptaxis spp.* son uno de los principales recursos alimenticios en el sureste de España tanto para los adultos como para los pollos de los fringílidos (Valera et al. 2005), incluido el camachuelo trompetero (Carrillo et al., datos inéditos). Esta

crucífera anual tiene bajas tasas de germinación por debajo de los 15°C (PerezGarcía et al. 1995). Por tanto, las bajas temperaturas en el principio de la primavera podrían reducir la disponibilidad de semillas hasta que los nuevos pies de *Diploaxis* germinen, crezcan y produzcan frutos. Como resultado, las aves se ven forzadas a retrasar la reproducción para asegurar que haya suficiente comida disponible para el desarrollo de los pollos (Murphy 1986; Meijer et al. 1999). Otras explicaciones para la relación entre la temperatura y la fenología reproductora incluyen el que las bajas temperaturas no permiten a las hembras destinar la energía necesaria a la producción de huevos porque la necesitan para su propia termorregulación y un efecto de la temperatura en el crecimiento/maduración de las gónadas (Dunn 2004), aunque el mecanismo exacto no está claro (Jacobs & Wingfield 2000), y su importancia tiene que ser aún comprobada.

Algunos autores han encontrado una relación inversa entre la temperatura y la fenología en aves de desierto. Van Heezik et al. (2002) encontraron que bajas temperaturas invernales provocaron un adelanto en las puestas de las hubaras (*Clamydotis macqueenii*). No obstante, como el estudio fue llevado a cabo con animales cautivos con comida y agua *ad libitum*, tal relación podría deberse a factores fisiológicos internos tales como los niveles en plasma de la hormona luteinizante (LH) (van Heezik et al. 2002).

Nuestra población de estudio se encuentra en el límite norte del área de distribución del camachuelo trompetero, que se ha expandido desde los 70 (Carrillo et al. 2007). La influencia de factores abióticos en los parámetros demográficos debe de ser mayor en las poblaciones periféricas que en las centrales (García & Arroyo 2001), y puede por tanto determinar los límites del rango de distribución (Root 1988). En nuestra población de camachuelo, factores abióticos como la temperatura parecen influir en algunas decisiones básicas en materia de reproducción. Por el contrario, nuestros

resultados sugieren que no hay diferencias interanuales en el número de puestas, tamaño de puesta, duración del periodo de incubación, duración de la fase de pollo, tasa de vuelo ni productividad. Estos resultados se pueden explicar porque las temperaturas en el 2005 fueron bajas sólo en el comienzo de la primavera, mientras que una vez avanzada ésta, las temperaturas fueron similares a las del 2004, posiblemente permitiendo que la temporada de cría transcurriera bajo similares condiciones. Sin embargo, como los tamaños muestrales son bajos en varios parámetros, estas conclusiones deben ser tomadas con cierta cautela.

La lluvia ha sido frecuentemente señalada como el factor meteorológico más importante para las aves de zonas áridas (Li & Brown 1999; Lloyd 1999; Morrison y Bolger 2002; Illera & Díaz 2006) debido a la influencia que ejerce sobre la vida en estos hábitats escasos en agua. De hecho, Zann et al. (1995) encontraron que la lluvia, más que las bajas temperaturas invernales, determina las primeras puestas del pinzón zebra (*Taeniopygia guttata*), un ave de los desiertos australianos. La importancia del agua en zonas áridas es comúnmente asociada a su efecto integral junto con la temperatura en el ciclo reproductivo de las plantas (Lloyd 1999; Dunn 2004). Nosotros no encontramos ninguna significación estadística en las precipitaciones entre los dos años y, por tanto, en nuestro estudio esta variable no estuvo directamente relacionada ni con el comienzo de la reproducción ni con la variación en el resto de parámetros reproductores (número de puestas, tamaño de puesta, duración del periodo de incubación, duración de la fase de pollo, tasa de vuelo o productividad). Aunque algunos autores han encontrado aumentos en el tamaño de puesta durante los años húmedos en algunas aves de zonas áridas, éstos no fueron consistentes en todas las especies, sugiriendo patrones especie-específicos (e.g. Lloyd 1999).

Por otro lado, se ha sugerido que en años favorables en ambientes impredecibles, como son las zonas áridas, las aves aumentan su productividad alargando la temporada de cría (esto es, con más intentos de cría) (e.g. Zann et al. 1995) más que modificando otros parámetros reproductores. Sin embargo, nosotros no encontramos ninguna extensión de la temporada de cría. Es más, la temporada de cría finalizó en junio en ambos años, a pesar de haber comenzado seis semanas después en 2005. Algunas explicaciones no mutuamente excluyentes pueden contribuir a ello: (i) un declive en la abundancia de comida debido al agostamiento de las plantas anuales, como *Diplotaxis sp.*, en verano (Hegazy 2001); (ii) las altas temperaturas diurnas y la intensa radiación solar sobre los pollos podrían comprometer su supervivencia (Yanes et al. 1996); (iii) las altas temperaturas disminuyen la disponibilidad de agua en el área de estudio, y consecuentemente evitan la reproducción tardía porque los pollos necesitan agua para su desarrollo (Coe & Rotenberry 2003); (iv) el conflicto de intereses en la distribución de la energía entre la reproducción y la muda (Sanz 1999; Hemborg et al. 2001) podría también imponer limitaciones a la reproducción durante el verano.

Finalmente, se ha sugerido que los cambios en la fenología reproductora en aves están relacionados con el aumento de las temperaturas mínimas debidas al cambio climático (e.g. Brown et al. 1999). La región mediterránea es una de las áreas más sensibles al cambio climático, mostrando una importante variación interanual en precipitaciones y temperaturas (Sánchez et al. 2004). Eventos extremos, tales como las inusualmente bajas temperaturas registradas en el 2005 en el sureste ibérico, pueden producir cambios fenológicos en los animales salvajes (Easterling et al. 2000) tal y como nosotros presentamos aquí con el camachuelo trompetero.

En conclusión, este capítulo presenta por primera vez un estudio sobre la biología reproductora del camachuelo trompetero. La lluvia ha sido frecuentemente

identificada como un factor limitante para aves de zonas áridas. Sin embargo nuestro estudio de dos años demuestra que la temperatura puede también influir sobre la biología reproductora de las aves de zonas áridas al afectar a su fenología.



CAPÍTULO 5

Biogeografía de los hemo- y ectoparásitos en el camachuelo trompetero: una evaluación del efecto isla y la hipótesis de la pérdida de enemigos

Resumen

El estudio de los patrones biogeográficos es básico para entender los procesos que determinan la distribución geográfica de los parásitos y, por extensión, para entender la influencia que los parásitos tienen sobre la dinámica de sus hospedadores. Dos hipótesis biogeográficas se han propuesto para explicar los patrones de diversidad de parásitos: el efecto isla y la Hipótesis de la Pérdida de Enemigos (HPE). La primera predice que la riqueza de parásitos sufre un descenso en las islas debido a los efectos de los cuellos de botella mientras que la HPE predice que las poblaciones de especies invasoras en expansión muestran una pérdida de la riqueza de parásitos y de la prevalencia media de los mismos. Nosotros evaluamos las predicciones derivadas de ambas hipótesis comparando los conjuntos de hemo y ectoparásitos que parasitan al camachuelo trompetero en dos de las Islas Canarias y en una población continental en expansión en la Península Ibérica con los parásitos de los camachuelos en una población continental y estable en el norte de África. Mientras que encontramos dos especies de hemoparásitos en la población fuente, una en las islas y dos en la población en expansión, encontramos dos especies de ectoparásitos en la población fuente y tres tanto en la población insular como en la continental en expansión. Tanto la prevalencia media como la total de hemoparásitos presentaron valores más bajos tanto en las islas como en la población en expansión al compararlas con la población continental estable. Contrariamente, los ectoparásitos presentaron sus valores más bajos en la población

continental estable. Por tanto, nuestros resultados apoyan tanto el efecto isla como la HPE sólo para los hemoparásitos, que tienen ciclos de vida indirectos. Por el contrario, nuestros resultados sugieren que los parásitos con ciclos directos no sufren reducciones en la riqueza de especies o en la prevalencia cuando sus huéspedes colonizan nuevas áreas.

Autores: Rafael Barrientos, Francisco Valera, Andrés Barbosa, Carmen M. Carrillo, Eulalia Moreno

Introducción

El estudio de la diversidad de parásitos es particularmente relevante desde un punto de vista ecológico, epidemiológico y conservacionista (Poulin & Morand 2000; Simková et al. 2001; Poulin 2004). Los estudios actuales sobre la diversidad de parásitos intentan determinar cuales son los factores, relacionados con el hospedador o con el ambiente, que mejor explican la riqueza de especies (Poulin & Morand 2000; Poulin 2004). Por ejemplo, se ha encontrado que variables ambientales, ecológicas, históricas y biogeográficas son importantes para explicar la diversidad de parásitos en peces marinos o de agua dulce (Poulin & Rohde 1997; Poulin 1998). Sin embargo, los patrones biogeográficos a gran escala se han estudiado menos a menudo y principalmente para metazoos parásitos de peces marinos (Poulin & Morand 2000 y las referencias allí). Dos de las principales hipótesis en lo que se refiere a patrones de diversidad a gran escala son el *efecto isla* (Goüy de Bellocq et al. 2002) y la recientemente definida como *Hipótesis de la Pérdida de Enemigos* (Williamson 1996; Torchin et al. 2003).

La hipótesis del efecto isla establece que el número de especies de parásitos presentes en una isla dependerá tanto del número de ellas que llegan con los primeros colonizadores como del número de ellas que se extinguen en las primeras etapas de la colonización (Goüy de Bellocq et al. 2002). En otras palabras, la riqueza de parásitos dependerá del efecto fundador (*sensu* Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004). El área de la isla, la distancia a la población fuente y el grado de intercambio genético con las poblaciones continentales más cercanas determina el grado de aislamiento de las islas (Whittaker 1998). En el caso particular de los parásitos, más allá de los factores antes mencionados, se podría esperar un efecto extra de insularidad ya que la colonización de los parásitos depende también de la sus los hospedadores. De hecho, el número de

especies de parásitos explotando una población de hospedadores dependerá de la tasa a la cual los parásitos colonizan al hospedador y de la tasa a la que se extinguen en esa determinada especie de hospedador (Poulin 2004). Los escasos estudios publicados comparando los conjuntos de parásitos en islas respecto a los de continentes parecen confirmar la menor riqueza de parásitos en las islas (e.g. Fromont et al. 2001; Gotÿy de Bellocq et al. 2002; Segovia et al. 2007; pero véase Smales et al. 2004). Otros estudios en islas han encontrado similares tendencias, aunque sus comparaciones con el continente est s basadas en bibliograf a (e.g. Steadman et al. 1990; Moro et al. 1999, 2003; Foronda et al. 2004; Foata et al. 2005). Merece la pena comentar que aquellas especies de par sitos presentes en las poblaciones insulares suelen ser especies de ciclos directos (Dobson 1988). En lo que se refiere a la prevalencia y la intensidad, los patrones en poblaciones insulares son ambiguos a d a de hoy. Dado que las islas suelen tener menos especies de peque os animales pero en mayores densidades (Whittaker 1998), ser a esperable un aumento en la prevalencia de par sitos como consecuencia de la mejora en la eficiencia de transmisi n en poblaciones con altas densidades de hospedadores (Dobson 1988). Sin embargo, los investigadores han encontrado tanto menores, como similares o mayores prevalencias y/o intensidades en poblaciones insulares respecto a las continentales (Fromont et al. 2001; Moro et al. 1999, 2003; Smales et al. 2004; Hakkarainen et al. 2007; Segovia et al. 2007).

La segunda hip tesis aqu  estudiada tiene una larga historia (Darwin 1859) pero ha sido recientemente formalizada como la Hip tesis de P rdida de Enemigos (HPE a partir de ahora, Williamson 1996). Esta hip tesis establece que las especies invasoras sufren menor presi n por parte de sus enemigos cuando se hallan fuera de sus rangos nativos. Esta reducci n de enemigos naturales facilita la colonizaci n de su nuevo rango (Williamson 1996). A pesar de que los factores exactos que determinan el  xito de la

invasión son a menudo desconocidos (Shea & Chesson 2002) y a pesar de que hay poca información sobre cómo esa pérdida de enemigos afecta a la eficacia biológica del hospedador (Colautti et al. 2004), la HPE ha sido empleada frecuentemente para explicar el éxito en la colonización de las especies invasoras a lo largo y ancho del globo (Torchin et al. 2003; Prenter et al. 2004; Torchin & Mitchell 2004). Aunque rara vez se ha encontrado apoyo experimental, en general, estudios observacionales a escala biogeográfica han encontrado que las poblaciones introducidas tienen asociados menos enemigos que los que tenían en su rango original (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004; Torchin & Mitchell 2004; pero véase Colautti et al. 2005). El número de especies de parásitos que una especie invasora pierde respecto a los que tenía su área nativa es mayor que el número de nuevas especies que le infectan en su nuevo área (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004). En cuanto a la prevalencia, los huéspedes tienen menores prevalencias media y total en sus nuevas áreas comparando con su rango original, principalmente debido a la reducción en el número de especies (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004). Mientras que los parásitos que los invasores dejan atrás son aquellos con menor prevalencia, los parásitos nativos infectan a los hospedadores alóctonos con una prevalencia similar a la de los autóctonos (Torchin et al. 2003). Finalmente, merece la pena incidir en que la HPE no afecta a todos los enemigos potenciales de la misma manera. En efecto, los parásitos con ciclos de vida complejos no se establecerán si alguno de sus hospedadores intermediarios falta y no tienen hospedadores sustitutivos a su disposición (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004; Prenter et al. 2004).

El razonamiento que sostiene la HPE puede ser ampliado a aquellas especies que se están expandiendo por causas naturales o a las que lo hacen indirectamente gracias a las actividades humanas (e.g. modificación del hábitat o cambio climático). Estas

especies permiten evaluar la HPE bajo aproximaciones complementarias a aquellas empleadas en los estudios de invasiones biológicas clásicas. Es interesante mencionar que algunos sesgos encontrados en las invasiones favorecidas por el hombre como por ejemplo la selección de colonizadores desparasitados (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004) no tienen lugar en expansiones naturales. Por tanto, podríamos esperar que las poblaciones de especies que están expandiendo su rango de distribución sin estar ligadas a la acción del hombre también sufran menos presión parasitaria en su nuevo rango de distribución, lo que les permite tener mayor eficacia biológica y expandir aún más su distribución. Sin embargo, los pocos estudios sobre poblaciones que se están expandiendo de manera natural muestran escasas evidencias en favor de la HPE, con resultados contradictorios dependiendo del grupo de parásitos estudiados (Glass et al. 2002a, b).

En este capítulo investigamos los patrones a gran escala del conjunto de parásitos del camachuelo trompetero. Esta especie se distribuye a lo largo del norte de África, desde donde ha colonizado recientemente la Península Ibérica (Carrillo et al. 2007a; Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Esta especie habita también las Islas Canarias desde hace mucho tiempo (Castillo et al. 2001). Siguiendo las recomendaciones de Poulin y Morand (2000) para los estudios de patrones biogeográficos, diseñamos un estudio centrado en un subconjunto de parásitos de un número limitado de regiones, para los cuales hay una información contrastada. Es más, como los estudios sobre riquezas de parásitos requieren el conocimiento del número de enemigos en la población fuente más que en el rango completo de distribución (e.g. Colautti et al 2004), comparamos la población en expansión con su población fuente (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). De manera similar, comparamos la población insular con la población continental más próxima (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

Estudiamos dos grupos de parásitos con diferentes modos de transmisión, los hemoparásitos (ciclo de vida con vectores intermediarios) y los ectoparásitos (piojos y ácaros de pluma, ambos con transmisión directa) y nos centramos en dos poblaciones insulares y una continental en expansión para compararlas con un área continental estable. En concreto, evaluamos las siguientes hipótesis: i) la riqueza de parásitos se espera que sea menor en las aves que habitan las islas respecto a aquellas que lo hacen en el continente (Gouy de Bellocq et al. 2002); ii) por el contrario, la prevalencia media en las islas se esperaría que fuese mayor debido a que se espera que haya mayores densidades de hospedadores (Dobson 1988); iii) se espera que las aves de la población en expansión tengan menos especies de parásitos y con una menor prevalencia media y total que aquellas que habitan la población fuente (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004); iv) ya que los hemoparásitos necesitan la presencia de hospedadores intermediarios en el nuevo área (Colautti et al. 2004; Prenter et al. 2004; Torchin & Mitchell 2004), se esperaría que las diferencias geográficas en la riqueza de parásitos y en prevalencia sean más acusadas en este grupo de parásitos.

Material y Métodos

Área de estudio, hospedador y especies de parásitos

Estudiamos el conjunto de parásitos del camachuelo trompetero, un fringílido de pequeños tamaño (21 g aprox.) que se distribuye desde Pakistán hasta las Islas Canarias, en cuatro localidades de cría: Errachidia (31°56' N, 04°25' W) está situada en el norte de África y representa la población fuente para los camachuelos ibéricos y, probablemente, también para los canarios (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**); ii) y iii) dos de las Islas Canarias (Fuerteventura 28°35' N, 13°58' W; Lanzarote 28°54' N, 13°46' W), donde el camachuelo está presente hace mucho tiempo (Castillo et al. 2001). Estas

dos islas albergan las mayores poblaciones en las canarias (Cramp & Simons 1994; Martín & Lorenzo 2001); y iv) Tabernas (37°02' N, 02°30' W), que es la más localidad de cría más importante en la recientemente colonizada Península Ibérica (Carrillo et al. 2007a; Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). La temporada de cría del camachuelo se extiende desde enero a mayo en las canarias (Martín & Lorenzo 2001), de febrero a julio en la Península (Barrientos et al. 2007; **Capítulo 4**) y de febrero a junio en Marruecos (Thévenot et al. 2003).

Detectamos cuatro géneros de hemoparásitos en nuestra especie de estudio: el apicomplejo *Leucocytozoon* sp., el apicomplejo *Haemoproteus* sp., el euglenozoa *Trypanosoma* sp., y una microfilaria, tentativamente identificada como *Eufilaria* sp. Los géneros *Leucocytozoon* sp. y *Haemoproteus* tienen ciclos complejos en los cuales los dípteros (simúlidos en el caso del primer género y ceratopogónidos e hipoboscidos en el segundo) son los principales vectores (Valkiūnas 2005). Las especies de *Trypanosoma* tienen también ciclos de vida complejos y son transmitidos por una variedad de simúlidos (Scheuerlein & Ricklefs 2004). Las especies de *Eufilaria* son nematodos que viven en la cavidad peritoneal de muchos vertebrados y liberan microfilarias a la sangre. Son transmitidos por simúlidos, ceratopogónidos y culícidos hematófagos (e.g. Sonin 1966). Estas cuatro especies, junto con *Plasmodium* sp., son todas las especies de hemoparásitos descritas hasta la fecha parasitando a camachuelos trompeteros (Valera et al. 2003; Carrillo 2007).

Encontramos dos especies de piojos masticadores y una de ácaros de pluma. Tanto *Philopterus* sp. como *Brueelia* sp. (Phthiraptera: *Ischnocera*) viven en el plumaje de sus hospedadores y sólo lo abandonan para transmitirse directamente a otros hospedadores (véase Carrillo et al. 2007b para más detalles). Los ácaros de pluma (Astigmata) son ectoparásitos permanentes con modo de transmisión directa cuya

adquisición probablemente ocurre durante los periodos de mayor gregarismo de los hospedadores (e.g. Blanco & Frías 2001). Estos ectoparásitos son todos los descritos para el camachuelo trompetero hasta la fecha (Carrillo 2007; Carrillo et al. 2007b).

Muestreo de las aves y búsqueda de parásitos

Capturamos los camachuelos en las zonas de estudio con redes japonesas o cebando trampas. Las aves se capturaron en Fuerteventura en febrero del 2005, en Lanzarote en abril de ese año y en Errachidia durante julio del 2006. En Tabernas muestreamos los ácaros de pluma entre mayo y septiembre del 2004 y entre mayo y julio del 2005. Usamos información adicional sobre piojos y hemoparásitos proveniente de Carrillo et al (2007b) y Carrillo (2007), respectivamente. Los métodos usados por estos autores son los mismos que usamos en este estudio (véase más abajo). Todos los camachuelos fueron anillados y se les clasificó como juveniles (primer año calendario, código 3 de Euring) o adultos (segundo año calendario o más, código 4 de Euring). Los adultos fueron sexados en base a la coloración del plumaje (Svensson 1992). Como los niveles de parasitación pueden variar entre las temporadas de cría y post-cría (Carrillo et al. 2007b), incluimos también dicha variable en los análisis.

Tomamos las muestras de sangre tras realizar una punción en la vena braquial con un capilar heparinizado. En el campo realizamos un frotis que fue secado al aire y fijado con etanol y posteriormente teñido con Giemsa en el laboratorio. Usamos un microscopio 400x para buscar parásitos extracelulares en toda la superficie del frotis siguiendo la metodología descrita en Valera et al. (2003). Usamos el 400x para buscar en toda la superficie y, cuando encontramos un posible parásito intracelular, usamos el 1000x. Este método resulta apropiado para nuestro objetivo de realizar un estudio comparativo ya que los posibles sesgos en la detección de parásitos son seguramente los

misimos en todas las poblaciones estudiadas. Es más, el uso del microscopio es esencial para detectar infecciones mixtas (Valkiūnas et al. 2006).

Estudiamos las especies de piojos siguiendo el método de búsqueda descrito por Carrillo et al. (2007b). Básicamente, dos personas buscaban parásitos y huevos en cada camachuelo por espacio de cinco minutos examinando el pecho, la barriga, la espalda, la cabeza, el cuello y la garganta. Se ha comprobado que el examen visual es una técnica apropiada para estimar la abundancia de piojos (Clayton & Drown 2001). Finalmente, buscamos ácaros de pluma en todas las plumas del ala y de la cola. Contamos a contraluz todos los ácaros al extender consecutivamente las alas y la cola (véase Blanco & Frías 2001; Jovani et al. 2006 para una metodología similar).

En total, presentamos los resultados de hemoparásitos en 366 camachuelos (35 tanto en Fuerteventura como en Lanzarote, 276 en Tabernas y 20 en Errachidia; véase Tabla 1), de piojos en 398 aves (35 en Fuerteventura, 31 en Lanzarote, 309 en Tabernas y 23 en Errachidia; véase Tablas 2 y 3) y de ácaros en 205 aves (35 en Fuerteventura, 31 en Lanzarote, 116 en Tabernas y 23 en Errachidia; véase Tabla 4).

En este capítulo usamos una sola medida de abundancia de parásitos, en concreto la prevalencia (proporción de aves infectadas). La prevalencia de piojos se calculó en base a la presencia de adultos, larvas o huevos. La baja prevalencia en algunos casos (e.g., hemoparásitos) y el bajo número de aves infectadas con parásitos adultos o larvas (véase Carrillo et al. 2007b para los sesgos al calcular la intensidad de parasitación usando huevos) no nos permitieron evaluar las diferencias en la carga parasitaria entre poblaciones.

Con el fin de investigar el efecto del tipo de transmisión usado por los parásitos sobre los patrones biogeográficos aquí estudiados, calculamos dos medidas adicionales

	<i>Leucocytozoon sp.</i>	<i>Haemoproteus sp.</i>	<i>Trypanosoma sp.</i>	<i>Eufilaria sp.</i>
Islas Canarias	0.0%	1.4%	0.0%	0.0%
(n = 70)	[0.0-5.1]	[0.0-7.7]	[0.0-5.1]	[0.0-5.1]
Errachidia				
(N África)	0.0%	0.0%	5.0%	50.0%
(n = 20)	[0.0-16.9]	[0.0-16.9]	[0.1-24.9]	[27.2-72.8]
Tabernas				
(Península)	0.4%	0.0%	0.0%	0.7%
(n= 276)	[0.0-2.0]	[0.0-1.3]	[0.0-1.3]	[0.1-2.6]

Tabla 1. Prevalencia de hemoparásitos en las tres poblaciones de camachuelos estudiadas. Los tamaños de muestra se presentan entre paréntesis y los intervalos de confianza al 95% entre corchetes. Como no hubo diferencias en ningún subconjunto (edad o sexo del hospedador, estación, año o isla) juntamos los datos para conseguir un único valor regional. Los datos de Tabernas se obtuvieron de Carrillo (2007).

de prevalencia para los hemoparásitos y los ectoparásitos separadamente (véase también Torchin et al. 2003): i) la prevalencia media, esto es, el valor promediado para todas las especies de parásitos, incluidas aquellas con prevalencia cero. Cuando hubo variaciones dentro de las distintas poblaciones, promediamos todos los valores (por ejemplo, aquellos calculados para las diferentes edades del hospedador o los distintos años) para obtener un valor único para cada población; ii) la prevalencia total, esto es, la presencia/ausencia de parásitos teniendo en cuenta cualquiera de las especies de

hemorapásitos/ectoparáistos. Los análisis también incluyen los datos de hemoparásitos recogidos por Carrillo (2007) y los de ectoparásitos recogidos por Carrillo et al. (2007b). En cualquier caso, para los cálculos de las prevalencias media o total sólo tuvimos en cuenta las aves en las que se muestrearon todas las especies (cuatro hemoparásitos y tres ectoparásitos).

	Cría		Post-cría	
Islas Canarias	93.9%			
(n=66)	[85.2-98.3]			
Errachidia (N África)			Adultos	55.6%
			(n=9)	[21.2-86.3]
			Juveniles	7.1%
			(n=14)	[0.2-33.9]
Tabernas (Península)			2003	90.9%
			(n=11)	[58.7-99.8]
	2004	87.2%	2004	48.0%
	(n=47)	[74.3-95.2]	(n=50)	[33.7-62.6]

Tabla 2. Prevalencia de Philopterus sp. (calculada en base a adultos, larvas y huevos) en las diferentes localidades y estaciones. Los tamaños de muestra se presentan entre paréntesis y los intervalos de confianza al 95% entre corchetes. Cuando no hubo diferencias en una submuestras (sexo o edad del hospedador, estación, año o isla), juntamos los datos para obtener un solo valor. Los datos de Tabernas fueron obtenidos de Carrillo et al. (2007b).

		Cría		Post-cría	
Islas Canarias		7.6%			
(n=66)		[2.5-16.8]			
Errachidia				78.3	
(N África) (n=23)				[56.3-92.5]	
				2002	30.0%
				(n=10)	[6.7-65.3]
Tabernas (Península)	Adultos	2003	78.0%	2003	66.7%
		(n=50)	[64.0-88.5]	(n=39)	[49.8-80.9]
		2004	66.7%	2004	64.3%
		(n=30)	[47.2-82.7]	(n=42)	[48.0-78.5]
	Juveniles	2003	92.6%	2003	78.6%
		(n=54)	[82.1-98.0]	(n=28)	[59.0-91.7]
		2004	88.2%	2004	75.0%
		(n=17)	[63.6-98.6]	(n=8)	[34.9-96.8]

Tabla 3. Prevalencia de Brueelia sp. (calculada en base a adultos, larvas y huevos) en las diferentes localidades y estaciones. Los tamaños de muestra se presentan entre paréntesis y los intervalos de confianza al 95% entre corchetes. Cuando no hubo diferencias en una submuestras (sexo o edad del hospedador, estación, año o isla), juntamos los datos para obtener un solo valor. Los datos de Tabernas fueron obtenidos de Carrillo et al. (2007b).

Región	Prevalencia
Islas Canarias	86.4%
(n = 66)	[75.7-93.6]
Errachidia (N África)	0.0%
(n = 23)	[0.0-14.8]
Tabernas (Península)	45.7%
(n = 116)	[36.4-55.2]

Tabla 4. Prevalencia de ácaros (Astigmata) en camachuelos trompeteros de las diferentes localidades. Los tamaños de muestra se presentan entre paréntesis y los intervalos de confianza al 95% entre corchetes. Ya que no hubo diferencias en ninguna submuestra (sexo o edad del hospedador, estación, año o isla), juntamos los datos para obtener un solo valor.

Análisis estadísticos

Cuando el tamaño de muestra así nos lo permitió, estudiamos los factores que pudieran producir variaciones intrapoblacionales en la prevalencia de hemoparásitos y piojos (edad y sexo del hospedador, estación, año o isla) usando chi-cuadrados o pruebas exactas de Fisher según fuese adecuado en función de los datos disponibles. En cuanto a los ácaros de pluma, el tamaño de muestra en Tabernas nos permitió realizar un análisis más complejo: una vez que descartamos las diferencias estacionales (cría 2004 vs. post-cría 2004) en prevalencia para adultos, juveniles y ambas clases de edad juntas mediante el uso de pruebas exactas de Fisher, ajustamos modelos log-lineales y tablas de asociaciones parciales para modelos saturados con el paquete Statistica 6.0 (StatSoft 2003) para estudiar la influencia del año y la edad del hospedador (adulto vs. juvenil)

sobre la prevalencia de ácaros de pluma en esta localidad. Diferencias estadísticas en los patrones geográficos de la prevalencia de ácaros fueron estimadas con pruebas de chi-cuadrado. Calculamos en todos los casos los intervalos de confianza con las pruebas de Clopper-Pearson con 4000 replicaciones. Usamos la prueba exacta de Fisher para calcular las diferencias en prevalencia total para hemoparásitos y ectoparásitos. Si no se señala de otra manera, todas las pruebas fueron realizadas con el programa Quantitative Parasitology versión 3.0 (Reiczigel & Rózsa 2005).

Resultados

¿Es la riqueza de parásitos en las poblaciones insulares menor que en una continental?

Encontramos dos especies de parásitos sanguíneos (Tabla 1) en los camachuelos de Errachidia (*Trypanosoma* y *Eufilaria*) y sólo una en las aves canarias (*Haemoproteus*). En cuanto a los ectoparásitos, detectamos dos especies de piojos de pluma (*Philopterus* y *Brueelia*, Tablas 2 y 3) en ambas regiones mientras que hallamos ácaros de pluma (Tabla 4) en las canarias pero no en Errachidia.

¿Es la prevalencia de parásitos en las poblaciones insulares menor que en una continental?

Tras confirmar que ni el género ni la edad del hospedador o la isla (esto es Lanzarote o Fuerteventura) tuvieron ninguna influencia en ninguna de las especies de parásitos (prueba de Fisher, $p > 0.10$ en todos los casos), juntamos los datos para todos los individuos capturados dentro de cada región de estudios (esto es, Errachidia e Islas Canarias).

La prevalencia de *Eufilaria* fue 50% ($n=20$) en Errachidia mientras que estuvo ausente en las canarias ($n=70$) (prueba de Fisher, $p < 0.0001$, Tabla 1). *Trypanosoma* está

ausente en las islas mientras que se detectó, aunque en muy baja prevalencia, en Errachidia (prueba de Fisher, $p>0.10$, Tabla 1). Por el contrario, *Haemoproteus* fue encontrado parasitando un camachuelo canario mientras que no fue detectado en la fuente (prueba de Fisher, $p>0.10$, Tabla 1).

En cuanto a los ectoparásitos, primero buscamos variaciones intrapoblacionales en la prevalencia. No encontramos diferencias en ningún ectoparásito entre sexos ni entre edades del hospedador ni entre islas en las canarias (prueba de Fisher $p>0.10$ en todos los casos). Mientras que la prevalencia de *Brueelia* no varió entre edades o sexos del hospedador en Errachidia (prueba de Fisher $p>0.10$ en ambos casos), la prevalencia de *Philoaterus* en Errachidia fue menor en juveniles que en adultos (7.1%, $n=14$, vs. 55.6%, $n=9$, prueba de Fisher, $p=0.02$) y por tanto analizamos separadamente los datos (Tabla 2).

Nuestros datos no permiten comparaciones directas para la prevalencia de piojos masticadores entre las islas y Errachidia ya que los datos fueron recogidos en distinta época. Sin embargo, encontramos diferentes patrones para las dos especies. La prevalencia de *Philoaterus* en las Islas Canarias durante la época de cría fue significativamente mayor que la encontrada en Errachidia durante la post-cría (para los adultos: 93.9%, $n=66$, vs. 55.6%, $n=9$, prueba de Fisher, $p<0.01$; para los juveniles: 93.9%, $n=66$, vs. 7.1%, $n=14$, prueba de Fisher, $p<0.0001$; Tabla 2). En contraste, la prevalencia de *Brueelia* en las canarias durante la época de cría fue significativamente menor que la encontrada en Errachidia durante la post-cría (7.6%, $n=66$, vs. %, 78.3%, $n=23$, $\chi^2=44.5$, $gl=1$, $p<0.0001$; Tabla 3).

En lo que se refiere a los ácaros, las diferencias entre poblaciones son obvias ya que mientras que la prevalencia en las canarias fue tan alta como del 86%, las aves de Errachidia no estuvieron parasitadas ($\chi^2=55.2$, $gl=1$, $p<0.0001$; Tabla 4).

¿Es la riqueza de parásitos en una población en expansión menor que en la fuente?

Encontramos el mismo número de especies de hemoparásitos en la población en expansión (*Leucocytozoon* y *Eufilaria* en Tabernas, Tabla 1) que en los camachuelos de la población fuente (*Trypanosoma* y *Eufilaria* en Errachidia). En lo que se refiere a los ectoparásitos, *Philoaterus* y *Brueelia* fueron registrados en ambas poblaciones (Tabla 2, 3) pero los ácaros los hallamos sólo en Tabernas (Tabla 4).

¿Es la prevalencia de parásitos en una población en expansión menor que en la fuente?

La prevalencia de hemoparásitos en Tabernas es baja para las dos especies encontradas (Tabla 1). La de *Eufilaria* fue significativamente menor en Tabernas comparado con Errachidia (0.7%, n=276, vs. 50.0%, n=20, prueba de Fisher, $p<0.0001$), mientras que la de *Trypanosoma* fue sólo marginalmente menor (0.0%, n=276, vs. 5.0%, n=20, prueba de Fisher, $p=0.07$) (Tabla 1).

De acuerdo con Carrillo et al. (2007b), las diferencias dentro de la población de Tabernas fueron: (i) durante la época de cría las aves estuvieron más infectadas por *Philoaterus* que por *Brueelia* (Tablas 2 y 3); (ii) las prevalencias de *Philoaterus* y *Brueelia* variaron entre años (Tablas 2 y 3); (iii) la prevalencia de *Brueelia* fue menor en juveniles que en adultos (Tabla 3). En lo que concierne a los ácaros, la prevalencia en Tabernas en 2004 no difirió entre estaciones para los adultos, para los juveniles ni para ambas clases de edad juntas (prueba de Fisher, $p=0.20$; $\chi^2=0.4$, gl=1, $p=0.51$; $\chi^2=2.4$, gl=1, $p=0.12$, respectivamente). El año y la edad del hospedador tampoco tuvieron ningún efecto sobre la prevalencia de ácaros en Tabernas (interacción año-prevalencia, chi-cuadrado parcial, $\chi^2=0.7$, gl=1, $p=0.40$ e interacción edad del hospedador-prevalencia, chi-cuadrado parcial, $\chi^2=2.3$, gl=1, $p=0.13$).

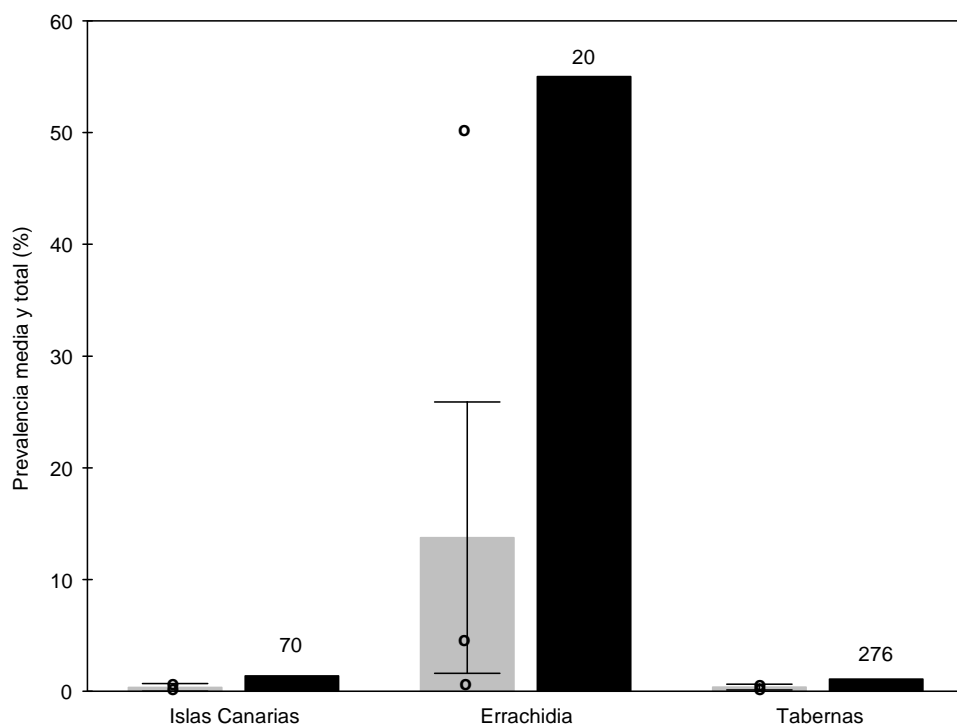
Nuestros datos no sugieren una menor prevalencia de *Philoptyerus* en la población en expansión ya que la menor prevalencia registrada en Tabernas fue similar a la más alta de las de Errachidia durante la misma estación (48.0%, n=50, vs. 55.6%, n=9, prueba de Fisher, $p=0.73$; Tabla 2). En cuanto a *Brueelia*, la prevalencia durante post-cría fue significativamente menor en Tabernas comparada con Errachidia en un solo caso (para aves adultas en 2002, 30.0%, n=10, vs. 78.3%, n=23, prueba de Fisher, $p=0.02$; Tabla 3). Para el resto de comparaciones (juveniles en 2002, adultos y juveniles en 2003 y en 2004) la prevalencia fue similar en ambas regiones (chi-cuadrado o prueba de Fisher según fuese apropiado, $p>0.10$ en todos los casos; Tabla 3).

¿Importa el tipo de ciclo de vida? Hemoparásitos vs. ectoparásitos

La prevalencia total de hemoparásitos fue significativamente inferior en las Islas Canarias comparado con Errachidia (1.4%, n=70, vs. 55.5%, n=20, prueba de Fisher, $p<0.0001$; Fig. 1), principalmente debido a un solo parásito, *Eufilaria*. La prevalencia media fue unas 34 veces inferior en la población insular que en la continental (Fig. 1).

La prevalencia total de hemoparásitos fue significativamente menor en Tabernas que en Errachidia (1.1%, n=276 vs. 55.5%, n=20, prueba de Fisher, $p<0.0001$; Fig. 1). De igual modo, la prevalencia media en Tabernas fue unas 46 veces menor que la calculada para la población fuente (Fig. 1).

Para calcular los valores de prevalencia poblacional total y media en los ectoparásitos primero calculamos la media en aquellos casos en los que encontramos diferencias intrapoblacionales (e.g. *Philoptyerus* en Errachidia y Tabernas, *Brueelia* en Tabernas). Sin embargo, las tendencias encontradas se mantienen también si usamos los más altos o los más bajos de los valores en cada población.

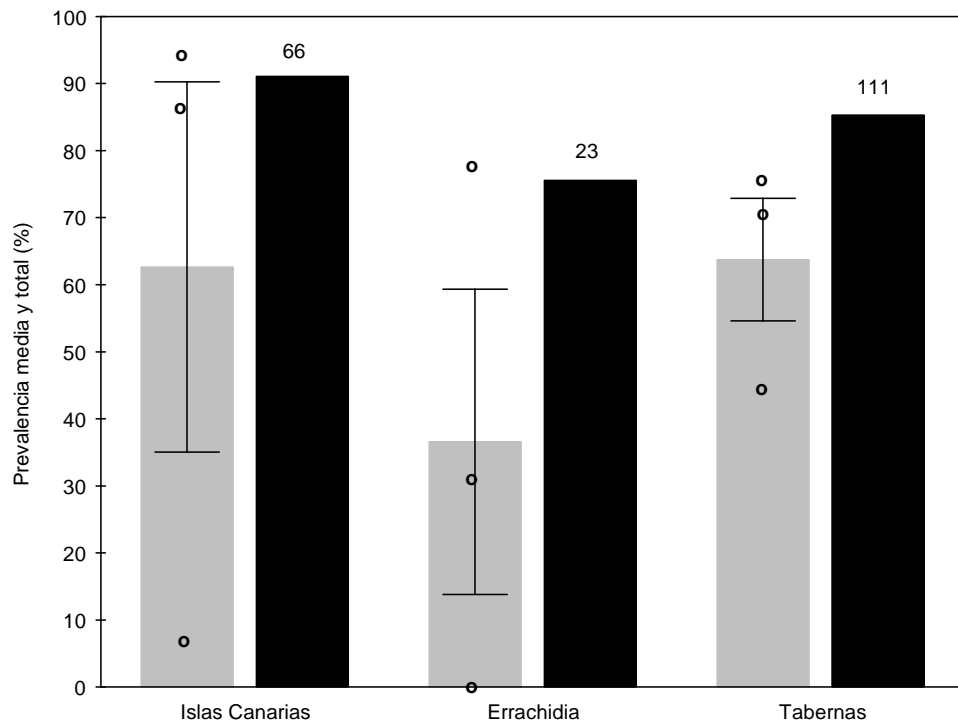


*Figura 1. Prevalencia media (barras grises \pm EE) y total (barras negras; tamaño muestral sobre las barras) de hemoparásitos basado en las prevalencias de *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*, *Trypanosoma* y *Eufilaria* en las tres regiones. Para los cálculos de la prevalencia media y total consideramos sólo los pájaros en los cuales se habían muestreado todas las especies (véase Métodos). Los círculos representan la prevalencia de cada parásito individualmente. Los números sobre las barras son el número de camachuelos muestreados.*

La prevalencia total de ectoparásitos fue mayor en las Islas Canarias que en Errachidia (100%, n=66, vs. 82.6%, n=23, prueba de Fisher, $p < 0.01$; Fig. 2). La prevalencia media fue casi dos veces más alta en las canarias que en Errachidia (Fig. 2).

Obtuvimos similares prevalencias totales en la comparación entre la población en expansión y la fuente (93.5%, n=111 en Tabernas vs. 82.6%, n=23, en Errachidia,

prueba de Fisher, $p=0.10$; Fig. 2), mientras que la prevalencia media fue casi dos veces mayor en Tabernas (Fig.2).



*Figura 2. Prevalencia media (barras grises \pm EE) y total (barras negras; tamaño muestral sobre las barras) de hemoparásitos basado en las prevalencias de *Philopterus*, *Brueelia* ácaros de pluma en las tres regiones. Para los cálculos de la prevalencia media y total consideramos sólo los pájaros en los cuales se habían muestreado todas las especies (véase Métodos). Los círculos representan la prevalencia de cada parásito individualmente. Los números sobre las barras son el número de camachuelos muestreados.*

Discusión

En este capítulo presentamos un estudio comparativo de la fauna parásita de una especie poco conocida a lo largo de una importante parte de su rango de distribución. Más aún, en este trabajo hemos analizado dos patrones biogeográficos que pudieran afectar al conjunto de parásitos que explotan a un ave, en concreto i) un efecto de insularidad que resultaría en un empobrecimiento de la riqueza de parásitos en comparación con el continente (Dobson 1988; Fromont et al. 2001; Goüy de Bellocq et al. 2002; Segovia et al. 2007); ii) una menor presión parasitaria en las poblaciones en expansión (la HPE, Torchin et al. 2003; Prenter et al. 2004; Torchin & Mitchell 2004). Nuestro estudio es original en que: i) la aproximación a gran escala provee interesantes resultados al nivel de especie; evalúa dos hipótesis biogeográficas utilizando simultáneamente parásitos con diferentes modos de transmisión (hemo y ectoparásitos).

Una visión a gran escala de los patrones de la parasitación

Nuestros resultados se muestran de acuerdo con informaciones previas en diversos aspectos: i) encontramos baja prevalencia de parásitos sanguíneos en todas las áreas de estudio (con la excepción de *Eufilaria* en *Errachidia*), lo que está de acuerdo con los trabajos que presentan bajas prevalencias de parásitos sanguíneos en hábitats extremos (Merino et al. 1997; Tella et al. 1999; Valera et al. 2003); ii) al contrario que los estudios que describen bajas prevalencias de ectoparásitos en ambientes áridos (Moyer et al. 2002a), nosotros encontramos de moderadas a altas prevalencias de dos especies de piojos masticadores en todo nuestro área de estudio (véase también Carrillo et al. 2007b). Considerando toda la región estudiada, dos resultados son especialmente llamativos: i) la abundancia de *Eufilaria* en *Errachidia* mientras que está ausente o tiene

una mínima presencia en las Islas Canarias y Tabernas; ii) la ausencia de ácaros en Errachidia mientras que son comunes en las otras dos regiones.

Se ha encontrado al género *Eufilaria* parasitando diversas familias de passeriformes tanto en Europa como en África. Se sabe que estos parásitos son transmitidos por simúlidos, ceratopogónidos y culícidos hematófagos (Sonin 1966; López-Caballero, comunicación personal). Valera et al. (2003) encontraron una baja prevalencias de parásitos sanguíneos en camachuelos del sudeste ibérico y sugieren que se puede deber a la ausencia de vectores apropiados. La alta prevalencia de *Eufilaria* en Errachidia, su mínima presencia en Tabernas y su ausencia en las canarias podría deberse a: i) *Eufilaria* está ausente en Tabernas y las Canarias y por tanto no se puede transmitir a los camachuelos. Esta explicación implícitamente asume que los camachuelos infectados encontrados en Tabernas (2 de 276 aves) vienen de otras zonas. Los análisis genéticos apoyan la existencia de movimientos de camachuelos entre los cuarteles africanos e ibéricos (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**); ii) las aves que llegan desde África a la Península y las islas son las más sanas, las no parasitadas. Esto es también probable ya que se ha demostrado que las aves que dispersan más lejos tienen mejor respuesta inmune (Snoeijs et al. 2004) y que, a su vez, las aves con mejor inmunocompetencia son más resistentes a los parásitos sanguíneos (González et al. 1999); iii) los vectores apropiados no se encuentran (o lo hacen a densidades muy bajas) fuera del área fuente. Smits et al. (2005) señalan la escasez general de mosquitos en los hábitats áridos de las canarias así como la baja incidencia de las moscas hipoboscidas parasitando a los passeriformes canarios. Más aún, las larvas acuáticas de muchos insectos hematófagos de las familias antes mencionadas necesitan hábitats que son normalmente escasos en las ambientes semi-áridos (Minakawa et al. 2005). Esto se podría aplicar a las tres regiones estudiadas. Sin embargo, en Errachidia trampeamos los

camachuelos en un oasis (con agua limpia y permanente que permitiría el desarrollo de las especies de hematófagos que son raras en otros hábitats, Baz comunicación personal; observación personal) mientras que los camachuelos en Tabernas y las Islas Canarias fueron capturados cuando visitaban bebederos de perdices y en granjas, respectivamente, donde las condiciones higiénicas son pobres (véase Smits et al. 2005).

La ausencia de ácaros en la población fuente resulta muy llamativa ya que estos parásitos son abundantes en las otras dos regiones. El tamaño muestra en Errachidia, 23 aves, es ciertamente el más bajo de todos, pero se encuentra, no obstante, por encima del límite razonable para estudios parasitológicos (Jovani & Tella 2006). Se podría argumentar que el examen visual de los ectoparásitos durante la muda (esto es, en post-cría) tiende a infraestimar las cargas parasitarias (véase Moyer et al. 2002b). Sin embargo, allí donde estudiamos ambas estaciones, encontramos mayor prevalencia de ácaros en post-cría comparado con la cría (Tabernas: 54.5%, n=22 vs. 42.6%, n=94, respectivamente). Se ha argumentado que los factores abióticos pueden explicar las diferencias en prevalencia entre regiones (e.g., isla vs. continente, Fromont et al. 2001). La menor humedad relativa en las localidades interiores del continente africano podría restringir la distribución de los ácaros en estos ecosistemas extremadamente secos ya que se ha visto que unos moderados niveles de vapor de agua en el aire son un elemento clave para la supervivencia de los ácaros de pluma (véase, por ejemplo, McClure 1989). Mientras que la humedad relativa alcanza valores de moderados a altos tanto en las islas más áridas de las canarias (media entorno al 70% anual para Lanzarote, véase Graf et al. 2008) y como en el desierto de Tabernas (media del 81% al amanecer durante agosto del 2005, media del 88% al amanecer durante Octubre del 2005; Junta de Andalucía, datos inéditos), las localidades interiores del norte de África alcanzan valores inferiores (entorno al 35% en agosto, entorno al 60% en octubre, véase Guernaoui et al. 2006). La

humedad relativa podría afectar también a las diferencias geográficas en las especies de piojos ya que estos valores caen por debajo del nivel crítico para este grupo (entorno al 45%, Rudolph 1983). Ya que *Philopterus* parece más sensible a la sequedad que *Brueelia* (Carrillo et al. 2007b), las diferencias geográficas en los factores abióticos como la humedad relativa podrían influir en las diferencias de prevalencia encontradas entre *Errachidia* y tanto las Canarias como Tabernas.

Isla vs. continente

Diversos trabajos han encontrado menor riqueza de parásitos en islas que en continentes (Fromont et al. 2001; Goüy de Bellocq et al. 2002; Segovia et al. 2007). En total, nosotros encontramos el mismo número de parásitos en las poblaciones insulares que en el continente (un hemoparásito y tres ectoparásitos vs. dos hemoparásitos y dos ectoparásitos, respectivamente). Hay que reseñar que en cada región encontramos distintas especies de parásitos. Mientras que las ausencias de algunas especies con baja prevalencia (como los hemoparásitos) se podría explicar por el bajo tamaño de muestra, esto no puede ser argumentado para los ácaros (86% de prevalencia en las Islas Canarias y ausentes en *Errachidia*) ni para *Eufilaria* (50% de prevalencia en y ausente en las Canarias, donde se muestrearon más ejemplares).

Mientras que existe una opinión generalizada de que hay un número reducido de especies parasitando a las poblaciones insulares, no hay, por contra, un patrón claro para la prevalencia o la intensidad de parasitación en vertebrados insulares (véase, por ejemplo, Dobson 1988; Fromont et al. 2001; Hakkarainen et al. 2007). Encontramos mayor prevalencia de hemoparásitos en el continente (*Errachidia*) que en las islas, pero esto es debido a la mayor prevalencia de una sola especie, *Eufilaria*. En lo que se refiere a los ectoparásitos, esta comparación se ve afectada probablemente por las diferentes

épocas de muestreo. Carrillo et al. (2007b) encontraron que la prevalencia de *Brueelia* y *Philopterus* en el sudeste ibérico decreció significativamente a lo largo de la estación, con menores valores en verano (julio-septiembre), probablemente como consecuencia de las desfavorables condiciones climáticas (e.g. disminución de la humedad). Este patrón es probable que se mantenga en Errachidia y las Canarias y, por tanto, parece seguro admitir que la prevalencia de *Brueelia* es mayor en Errachidia (78% en verano) que en las Canarias (8% durante la cría). Por el contrario, no podemos alcanzar unas conclusiones en lo que se refiere a *Philopterus* a pesar de la alta prevalencia en las Islas Canarias (94%) durante la cría ya que una disminución estacional similar a la observada en Tabernas 2004 (entorno al 45%, Tabla 2) nos llevaría a unos valores (52%) similares a los observados para aves adultas en verano en Errachidia (56%, Tabla 2). En resumen, nuestros datos sólo proveen respaldo parcial para una mayor prevalencia de parásitos en islas.

A pesar de que varios autores ha sugerido que la densidad de hospedadores es un factor clave para predecir la prevalencia e intensidad de parasitación (e.g. Tompkins et al. 2002, Moro et al. 2003), los resultados obtenidos hasta la fecha son inconcluyentes (véase Dobson 1988, Hakkarainen et al. 2007, Fromont et al. 2001). Desafortunadamente, no tenemos datos de las densidades que alcanzan los camachuelos en el norte de África, sin embargo, las densidades de camachuelos en Fuerteventura y Lanzarote (menos de 3 aves/10 ha en cualquiera de las 23 zonas muestreadas a lo largo de estas islas, incluyendo nuestras áreas de estudio; Carrascal & Alonso 2005) no parecen elevadas en comparación con los datos disponibles para Tabernas (más de 21 aves/10 ha, Carrillo 2007). Es más, es improbable que la densidad pueda explicar los patrones opuestos encontrados en *Philopterus* y *Brueelia*.

Una explicación alternativa es que los hospedadores insulares pueden ser particularmente susceptibles a las infecciones debido a sus altos niveles de entrecruzamiento (Whiteman et al. 2006). No obstante, esta posibilidad puede ser descartada ya que las cuatro poblaciones aquí estudiadas muestran similares valores de entrecruzamiento (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

Población en expansión vs. población fuente

Liu y Stiling (2006) han sugerido que la evaluación simultánea de la HPE y otras hipótesis puede permitir alcanzar conclusiones sobre los mecanismos que gobiernan las expansiones de los rangos de distribución y, por extensión, sobre la validez de la HPE. En nuestro estudio, evaluamos la HPE junto con el modo de transmisión de los parásitos y nuestros resultados aportan conclusiones diferentes sobre la validez de la HPE en función del grupo de parásitos analizado. Así, encontramos soporte para la HPE en la prevalencia de hemoparásitos, aunque se debe, nuevamente, a la alta prevalencia de *Eufilaria* en Errachidia. Aunque la falta de apoyo para la riqueza de hemoparásitos pudiera estar influida por el mayor esfuerzo de muestreo en la población en expansión, esta razón resulta insuficiente para explicar el hecho de que los ectoparásitos no se ajusten a la HPE ya que, tras controlar por algunas variaciones intrapoblacionales, encontramos que la población en expansión no presenta menor prevalencia en ninguna de las especies de piojos masticadores de pluma. Más aún, mientras que los ácaros no estuvieron presentes en los camachuelos de la población fuente, parasitaron en torno a la mitad de las aves ibéricas. Por tanto, el tipo de transmisión de los parásitos es un factor clave en la validez de la HPE (véase la siguiente sección). Los pocos estudios que han evaluado la HPE con especies invasoras a una escala biogeográfica (*sensu* Colautti et al. 2004) sugieren que se produce una importante reducción en el número de enemigos en

los nuevos rangos (véase la revisión de Colautti et al. 2004). Sin embargo, estos estudios no han considerado la evaluación de la HPE junto con rasgos ecológicos de los parásitos como es el modo de transmisión.

Alternativamente, la alta densidad de camachuelos encontrados en la población en expansión y la relativamente favorables condiciones climáticas (véase arriba) podrían haber favorecido la extensión de los parásitos con facilidad de transmisión y limitaciones ambientales tales como los piojos (Carrillo et al. 2007b) y los ácaros.

¿Importa el ciclo de vida? Hemoparásitos vs. ectoparásitos

En general, encontramos que los parásitos sanguíneos se ajustan a las predicciones de las hipótesis evaluadas mientras que los ectoparásitos no. Los estudios sobre el empobrecimiento de los conjuntos de parásitos (ya sea en islas o en poblaciones en expansión) se sostienen sobre la asunción de que las poblaciones de hospedadores que colonizan una nueva zona llegan allí con sólo parte de sus parásitos originales. Es más, muchos parásitos, como los hemoparásitos, requieren la presencia de al menos un vector y/o un hospedador intermediario (véase, por ejemplo, Scheuerlein & Ricklefs 2004; Valkiūnas 2005). Se esperaría que los parásitos con ciclos con múltiples hospedadores estén ausentes si uno de los hospedadores intermediarios está ausente y no hay hospedadores sustitutivos presentes (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004; Prenter et al. 2004), lo que incrementa el efecto fundador. Por el contrario, los parásitos con ciclos de vida complejos no sufren tales limitaciones a la hora de establecerse cuando sus hospedadores colonizan nuevas regiones (Dobson & May 1986). En este sentido, merece la pena hacer notar que la mayoría de los ejemplos que apoyan el empobrecimiento de la riqueza de especies de parásitos o su prevalencia en vertebrados (ya sea en islas o en poblaciones en expansión) provienen de estudios donde el grupo de

parásitos dominante (a veces el único) son los helmintos (e.g. Barton 1997; Gouy de Bellocq et al. 2002; Milazzo et al. 2003; Torchin et al. 2003; Segovia et al. 2007; véase, no obstante, Durden 1995). Sin embargo sus resultados se han extrapolado al resto de parásitos posiblemente porque este grupo es el principal contribuyente a la riqueza total de parásitos (e.g. Milazzo et al. 2003; Torchin et al. 2003; Lindenfors et al. 2007). Así, el apoyo encontrado para el empobrecimiento de la fauna de parásitos utilizando estudios donde el grupo más numeroso de parásitos son los helmintos podría estar sesgado debido a las limitaciones de colonización de los parásitos con ciclos indirectos (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004; Prenter et al. 2004). Nuestros datos sostienen que los parásitos con ciclos directos (e.g. ectoparásitos como piojos o ácaros) podrían esquivar el efecto fundador en las nuevas regiones (Dobson 1988).

¿Hasta que punto nuestros resultados adolecen de los sesgos comunes en otros estudios similares sobre biogeografía de parásitos?

Merece la pena comentar que algunos factores podrían afectar a nuestros resultados. Primero, se podría argumentar que la *fauna de parásitos* (*sensu* Poulin 2004) que hemos estudiado es demasiado pequeña como para detectar diferencias, ya que sólo encontramos siete parásitos y no los pudimos identificar más allá del nivel de género. Sin embargo, hasta donde nosotros sabemos, hemos estudiado siete de los ocho hemo o ectoparásitos descritos a día de hoy parasitando al camachuelo, ya que nosotros no encontramos *Plasmodium* sp. De hecho, otros estudios que han empleado enfoques biogeográficos similares al nuestro han encontrado también pequeñas faunas de parásitos (véase, por ejemplo, Gómez-Díaz et al. 2008 para comunidades de ectoparásitos). Segundo, las infecciones de parásitos se espera que sean mayores en aquellas localidades con mayor riqueza de especies emparentadas (Poulin & Morand

2000; Torchin & Mitchell 2004). Entre los passeriformes, 12 especies habitan Fuerteventura, 10 Lanzarte, 35 Tabernas y 38 Errachidia (2, 2, 4 y 4 si nos referimos sólo a los *Carduelinae*; Cramp & Simons 1994). Por tanto, las diferencias entre la riqueza de hospedadores potenciales en las Canarias respecto al continente podría influir en la mayor prevalencia de hemoparásitos en esta última pero no puede explicar las diferencias entre Tabernas y Errachidia. Merece la pena destacar que nuestros resultados en Tabernas son conservativos ya que ha pasado poco tiempo desde la colonización de la región por el camachuelo (posiblemente menos de 40 años, Carrillo et al. 2007a), ya que cuanto más tiempo ha transcurrido desde que una especie se establece en un nuevo rango, más parásitos acumula (Torchin & Mitchell 2004).

Nuestros resultados también podrían sufrir de sesgos parecidos a los detectados en estudios biogeográficos similares (véase Guégan & Kennedy 1996; Poulin & Morand 2000; Goüy de Bellocq et al. 2002; Colautti et al. 2004, 2005; Torchin & Mitchell 2004 y referencias allí): i) el diferente esfuerzo de muestreo llevado a cabo en cada región porque los hospedadores y sus parásitos suelen haber sido mejor estudiados en los rangos originales que en los nuevos; ii) las mayores áreas muestreadas para las poblaciones continentales o fuente, siendo a menudo la comparación más común aquella que evalúa los parásitos de una isla/nueva área concreta respecto a los parásitos del rango completo en el continente/población fuente; iii) el uso de poblaciones continentales cuyos hospedadores tienen mayores rangos geográficos; iv) en relación a la HPE, el sesgo debido al uso de colonizadores desparasitados por el hombre antes de introducirlos (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004). Sin embargo, estamos seguros de que nuestros resultados están relativamente libres de tales sesgos y son conservativos ya que: i) el esfuerzo de muestreo fue mayor en las poblaciones insulares y en expansión que en la fuente; ii) nuestros datos no provienen de varias fuentes o

publicaciones, sino que hemos obtenido la información con una metodología uniforme y similar experiencia; iii) la expansión de la especie por el sudeste ibérico no ha sido mediada por el hombre (Carrillo et al. 2007a).

En conclusión, nuestros datos apoyan un efecto de la insularidad en la riqueza de hemoparásitos y en su prevalencia (aunque debido a una sola especie). Nuestros datos no apoyan la HPE en términos de la riqueza de hemoparásitos pero lo hacen para prevalencia (pero de nuevo debido a una sólo especie). Nuestros datos no se ajustan a las predicciones del síndrome de islas ni de la HPE para los ectoparásitos ni para la riqueza ni para la prevalencia. Nuestras conclusiones sugieren que los diferentes grupos de parásitos pueden sufrir diferentes presiones selectivas cuando se enfrentan a estos escenarios. Harían falta más estudios para evaluar si los parásitos con ciclos directos se ajustan a los patrones descritos con conjuntos de datos dominados por helmintos como los empleados, por ejemplo, por Gotý de Bellocq et al. (2002) y Torchin et al. (2003). Nuestros resultados están en la línea con aquellos que sugieren que no hay reglas generales promoviendo la riqueza de parásitos ya que es número de especies de los diferentes tipos de parásitos está determinada por diferentes factores, no habiendo un único factor que destaque como principal determinante en todos los grupos (Poulin 2004; Lindenfors et al. 2007).



CAPÍTULO 6

Variación geográfica en la morfología de un passeriforme con poblaciones continentales en expansión e insulares

Resumen

Cuando dos poblaciones tienen diferente estructura genética, se espera que también difieran morfológicamente. Por el contrario, si una población ha colonizado una nueva región y mantiene una estructura genética similar a la de la población fuente gracias a un flujo génico continuado, se espera que ambas poblaciones no difieran morfológicamente. En este capítulo estudiamos estas premisas comparando: (i) aves de una probable población fuente (Marruecos) frente a aves de una población recientemente establecida (Tabernas) y que no se diferencian genéticamente; (ii) las mismas aves de Marruecos frente a una población establecida hace al menos 7000 años en las Canarias y que sí se diferencian genéticamente. Nuestros resultados muestran que las aves norteafricanas se diferenciaron morfológicamente de las otras poblaciones en diversas medidas del pico, del ala y de la cola. Encontramos que poblaciones recientemente establecidas y con flujo constante de individuos desde la población fuente presentan ya diferencias morfométricas en los caracteres estudiados, al igual que sucede con poblaciones establecidas largo tiempo y sin flujo génico actual desde la presunta población fuente. De estos resultados se puede deducir, por tanto, que las presiones selectivas que afectan a la morfología del camachuelo trompetero son muy intensas y actúan muy rápidamente incluso en un escenario de continua llegada de individuos desde la población fuente.

Autores: Rafael Barrientos, Eulalia Moreno, Andrés Barbosa, Francisco Valera

Introducción

Diferentes poblaciones de una misma especie pueden presentar variaciones geográficas en su morfología como consecuencia tanto de diferencias genéticas como de diferencias en las adaptaciones al medio que habitan. Dentro del segundo grupo de factores, uno de los más importantes es la diferencia en la disponibilidad de alimento entre poblaciones y el modo en el que los ejemplares de dichas poblaciones lo consiguen. Así, por ejemplo, Benkman et al. (2001) encuentran que la variación geográfica en la morfología del pico de los piquituertos depende de la variación geográfica en la morfología de las piñas de las que se alimentan, que depende, a su vez, de la presencia o no de ardillas. Por su parte, Nebel (2005) encuentra que en aquellas latitudes donde los invertebrados se esconden a mayor profundidad en el fango, los limícolas que se alimentan de ellos tienen picos más largos. Otro ejemplo lo constituyen las aves insectívoras que cazan en vuelo como las golondrinas, ya que los ejemplares de las poblaciones que habitan ambientes más cálidos –donde los insectos tienen mayor facilidad para escaparse de los depredadores gracias a la mayor temperatura del aire– tienen colas más cortas, puesto que deben reducir la longitud de la cola para reducir los costes energéticos de los vuelos de caza (Møller et al. 1995). Este hecho, a su vez, reduce el dimorfismo sexual en las poblaciones de medios cálidos ya que los machos no pueden alargar la cola con el fin de que funcione como ornamento sexual porque perderían maniobrabilidad (Møller et al. 1995; Barbosa & Møller 1999). La condición migradora de una población también puede influir en su morfología, en este caso en la de las alas. Las poblaciones migradoras –o dentro de las migradoras, aquellas que cubren mayores distancias entre los cuarteles de verano y de invierno– tienen alas más estrechas y largas (Møller et al. 1995; Tellería & Carbonell 1999; Pérez-Tris et al. 2000; Fiedler 2005; Arizaga et al. 2006), lo que favorece la eficiencia energética durante el

vuelo. Estas diferencias se han encontrado incluso entre individuos migradores y residentes muestreados en una misma localidad (Pérez-Tris & Tellería 2001).

El área que ocupa una especie dentro de su rango de distribución no es continua porque la calidad del hábitat dentro de ese rango tampoco lo es (Wilcove et al. 1986; Lawton 1993). Este hecho suele generar una distribución en la que el área ocupada por la especie es mayor y más continua en el centro del rango, fragmentándose conforme las poblaciones se alejan de este centro (Brown et al. 1996). No obstante, es común que las distintas poblaciones se encuentren conectadas funcionalmente mediante un sistema de metapoblaciones, que es un conjunto de subpoblaciones que ocasionalmente intercambian emigrantes (Levins 1969; Hanski 1998). En este sistema, las *subpoblaciones fuente* aportan individuos a otras subpoblaciones, a menudo *periféricas* en el rango de distribución. Si una de esas subpoblaciones periféricas tiene una tasa positiva de crecimiento, por fenómenos de denso-dependencia tenderá a expandirse geográficamente, colonizando más allá del borde del rango de distribución (Guo et al. 2005). Un caso particular de población periférica –en lo que a las especies terrestres se refiere– son las *poblaciones insulares*, ya que al estar rodeadas de hábitat inadecuado –el mar– se encuentran aisladas en mayor o menor medida de otras poblaciones de la especie. El grado de aislamiento de cada isla variará en función de la distancia a la que se encuentren respecto a otras poblaciones de la especie (Whittaker 1998; Blondel 2000). El estudio de poblaciones en distintas etapas (esto es, expansiva, regresiva o estable) es básico para llegar a entender los mecanismos involucrados en la variación del tamaño del rango distribución (Gaston 1996), al tiempo que muchos rasgos de las poblaciones pueden ser entendidos sólo en referencia a una escala regional (Gaston 1996). Por ejemplo, la llegada de individuos desde subpoblaciones centrales a las periféricas es clave para permitir / evitar que estas últimas evolucionen en su adaptación al medio y

difieran paulatinamente de las poblaciones fuente (Dias 1996; Kirkpatrick & Barton 1997; Bridle & Vines 2007).

Una cuestión que ha recibido relativamente poca atención hasta la fecha es la existencia de cambios morfológicos en las poblaciones en expansión, a pesar de que ofrecen oportunidades únicas para examinar variaciones morfológicas en relación con posibles cambios en su ecología asociados a su nueva área de distribución. Modificaciones en rasgos relacionados con la dispersión serían esperables en individuos que colonizan nuevas áreas. Es lo que se conoce como *dispersión dependiente del fenotipo* (Snoeijs et al. 2004). Por ejemplo, modificaciones en la morfología alar se han relacionado con la capacidad de dispersión en especies voladoras (Hill et al. 1999; Skjelseth et al. 2007). Es más, los individuos dispersantes pueden compartir un conjunto de rasgos no morfológicos como el tener tasas metabólicas mayores (Haag et al. 2005) o una mejor respuesta a nuevos antígenos (Snoeijs et al. 2004) que les permitan dispersarse más lejos. Por otra parte, a través de modificaciones en la morfología de las estructuras implicadas en la obtención o la manipulación del alimento, los animales pueden adaptarse a las fuentes de alimento presentes en su nueva área de distribución (Grant & Grant 1995b, 2002; Alisauskas 1998; Goheen et al. 2003).

Los cambios morfológicos en poblaciones insulares respecto a las poblaciones continentales han sido cuestiones centrales en los estudios biogeográficos durante décadas (véanse las revisiones de Grant 1998; Whittaker 1998; Blondel 2000). Centrados en los passeriformes, los incrementos encontrados en la longitud del pico en las poblaciones insulares se han relacionado con un mayor acceso a los recursos tróficos, entre otros, aquellos presumiblemente disponibles gracias a la ausencia de competidores (Grant 1965, 1998; Clegg & Owens 2002). Esta ausencia de especies con requerimientos tróficos similares, y la consecuente reducción de la competencia,

también se han relacionado con cambios en la morfología de las patas. Por ejemplo, Grant (1965) encuentra que las poblaciones insulares tienen un tarso más largo que las continentales lo que les permite expandir su nicho de búsqueda de alimento al poder usar una mayor variedad de perchas. Por su parte, Carrascal et al. (1994) encontraron que la morfología de una subespecie insular de paseriforme (el herrerillo común *Parus caeruleus*) es más similar a la de otra especie continental (carbonero garrapinos *Parus ater*) que a la propia subespecie continental de herrerillo. Finalmente, otro patrón frecuentemente observado en poblaciones insulares es la reducción del tamaño de las estructuras que sirven a los animales para dispersarse (por ejemplo, la longitud del ala, Fitzpatrick 1998), posiblemente porque las poblaciones insulares tienden a ser más sedentarias que las continentales (Blondel 2000). Sin embargo, todos estos patrones ampliamente asumidos en islas solitarias pueden variar entre las diferentes islas de un archipiélago ya que en ese caso los patrones son multidireccionales más que unidireccionales, conduciendo a escenarios más complejos (Grant 2006).

El camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus*) es un fringílido distribuido a lo largo de las regiones templadas de Oriente Medio, Norte de África, Islas Canarias y sudeste ibérico (Cramp & Perrins 1994). La especie está ampliando su rango de distribución en el sureste ibérico ya que colonizó la zona en los 70 y se ha expandido 250 km hacia el norte desde entonces (Carrillo et al. 2007a). Por el contrario, la especie se haya establecida en las Canarias orientales (Fuerteventura y Lanzarote) desde hace al menos 7000 años (Castillo et al. 2001) y su rango de distribución permanece estable allí (Cramp & Perrins 1994; Martín & Lorenzo 2001). Las conclusiones provenientes de análisis genéticos usando microsatélites sugieren que aves norteafricanas llegan de manera habitual a los cuarteles peninsulares y que ambas poblaciones son genéticamente similares; por el contrario, estos datos apoyan la diferenciación de las

aves canarias respecto a las norteafricanas y las peninsulares (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

En este capítulo estudiamos las diferencias morfológicas entre poblaciones de camachuelo trompetero bajo una doble aproximación biogeográfica: (i) comparando poblaciones recientemente establecidas en la Península Ibérica con su probable población fuente (Norte de África) de la que no se diferencia genéticamente; (ii) comparando esa misma población en el Norte de África con una población insular (Islas Canarias) de la que se encuentra genéticamente diferenciada.

A pesar de que los rasgos morfológicos pueden evolucionar en presencia de importantes cantidades de flujo génico (Rice & Hostert 1993; Smith et al. 1997, 2005), se espera que poblaciones con las mismas características genéticas no se diferencien morfológicamente, mientras que las genéticamente diferentes lo sean también morfológicamente. Esto se debe a que poblaciones con distinta historia evolutiva pueden acumular cambios en loci neutrales mediante mutación y deriva genética, divergiendo a lo largo del tiempo (Avice 1994). Por lo tanto, esperaríamos: (i) ausencia de diferencias morfométricas entre África y la Península Ibérica ya que ambas poblaciones parecen tener un flujo constante de individuos, lo que hace que no se diferencien genéticamente (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**); (ii) existencia de diferencias morfométricas entre África y las Islas Canarias ya que estas poblaciones sí se diferencian genéticamente (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**).

Material y métodos

Trampeamos un total de 112 camachuelos trompeteros adultos en cuatro poblaciones reproductoras: 33 machos y 14 hembras en Tabernas (sudeste ibérico, 37°02' N, 02°30' W), 3 machos y 6 hembras en Errachidia (Marruecos, Norte de África,

31°56' N, 04°25' W), 28 machos y 8 hembras en Fuerteventura (Islas Canarias, 28°35' N, 13°58' W) y 10 machos y 10 hembras en Lanzarote (Islas Canarias, 28°54' N, 13°46' W). Capturamos las aves durante los años 2004 y 2005 en Tabernas, 2005 en Canarias y 2006 en Errachidia. La mayoría de las aves fueron capturadas durante la época reproductora aunque en Tabernas (4 de 26 en el 2004 y 1 de 21 en el 2005) y en Errachidia (9 de 9) hubo aves muestreadas justo al final de esta época (en julio o agosto). Cuando tuvimos dudas razonables sobre el sexado en el campo en base a la coloración del plumaje, se sexaron los animales con técnicas moleculares (Griffiths et al. 1998). Siempre el mismo investigador (RB) fue el encargado de tomar las medidas con un calibre digital de una precisión de 0.1 mm para la longitud del pico (longitud del culmen desde las plumas hasta la punta), altura del pico (en las plumas), anchura del pico (en las plumas) y longitud del tarso (doblando los dedos; véase Svenson 1992 para un método similar). Se usó una regla de acero con precisión de 0.5 mm para la longitud del ala (cuerda mínima) y de la cola (desde la base del par central de rétrices hasta la punta). Se pesaron las aves con una precisión de 0.1 g con una balanza digital. En dos de las hembras capturadas en Tabernas 2004 se descartó el valor del peso por llevar huevo dentro. En un macho de Tabernas 2004 y otro de Fuerteventura no se les pudo medir la cola por faltarles parte de las plumas. El volumen del pico se calculó con la fórmula:

$$Volumen = (\pi * anchura * altura * longitud) / 3$$

Con la intención de aumentar el tamaño muestral en el Norte de África, incluimos en nuestro conjunto de datos doce pieles de museo (7 machos y 5 hembras) de las colecciones de la Estación Biológica de Doñana (CSIC, Sevilla, España). Estas aves fueron capturadas en Marruecos y en el Sahara Occidental entre 1970 y 1987 y su

peso estaba anotado en las etiquetas identificativas EBD13248A, EBD13249A, EBD16548A, EBD16549A, EBD16550A, EBD16551A, EBD16552A, EBD16553A, EBD16572A, EBD16573A, EBD16575A y EBD16577A. Además, las medidas de 5 machos y 2 hembras de la misma colección capturados entre 1955 y 1975 (etiquetas EBD16559A, EBD16560A, EBD16567A, EBD16571A, EBD16574A, EBD16576A, EBD16578A) han sido también incluidas en los análisis de las variables brutas, pero no en los de las relativizadas, ya que no se conocía el peso de estos individuos. Desafortunadamente fuimos incapaces de medir el tarso en las pieles de museo sin que éstas fueran dañadas ya que los dedos estaban rígidos, lo que impedía tomar la medida con seguridad. A uno de los machos de museo no se le pudo medir la altura ni la anchura del pico por tenerlo roto y a una de las hembras no se le pudo medir la cola por faltarle plumas. La repetibilidad de las medidas para los caracteres morfológicos fue calculada usando 17 ejemplares de la mencionada colección de pieles, cada uno medido tres veces en orden aleatorio. El estadístico de repetibilidad, r , se calculó de acuerdo al método descrito en Lessells & Boag (1987). Se obtuvieron las siguientes repetibilidades: longitud del pico (0.46), altura del pico (0.80), anchura del pico (0.89), longitud de ala (0.95) y longitud de cola (0.79). La repetibilidad del tarso se calculó en un estudio paralelo con 28 aves vivas y fue $r=0.86$ para el mismo investigador. En este mismo estudio se calculó también la repetitividad de la medida de la longitud del ala en aves vivas, que fue muy parecida ($r=0.94$) a la obtenida con ejemplares de museo. Ya fuera para pieles de museo o para ejemplares vivos, todas las repetibilidades tuvieron $p<0.001$.

En este capítulo abordamos el estudio de la diferenciación morfológica de dos maneras diferentes: (1) estudiando las diferencias morfométricas en valor absoluto, esto es, analizando las diferencias entre las distintas poblaciones (Marruecos vs. Tabernas y Marruecos vs. Canarias) con las medidas de los caracteres sin controlar por el efecto del

tamaño; (2) estudiando las diferencias en valor relativo, esto es, investigando las posibles diferencias geográficas controlando por el efecto talla; en otras palabras, eliminando de nuestras comparaciones geográficas las diferencias debidas al propio tamaño de los ejemplares ya que, por ejemplo, sería de esperar que aves más grandes tengan alas mayores por el mero hecho de tener todo el cuerpo más grande. Relativizar el tamaño corporal es una cuestión clave en muchos estudios morfológicos (véase, por ejemplo, la revisión de Pascual & Senar 1997). Son varios los métodos que se han propuesto para eliminar el efecto del tamaño corporal en las variables medidas, tales como relativizar por el tamaño estructural con un análisis de componentes principales usando varias medidas esqueléticas o externas (Rising & Somers 1989; Freeman & Jackson 1990), dividir los caracteres por la medida de la quilla (Senar & Pascual 1997) o por el peso corporal (por ejemplo, Carrascal et al. 1994; Calmaestra & Moreno 1998; Fiedler 2005) como estimadores del tamaño. En un principio hicimos un análisis de componentes principales con medidas externas que fue finalmente descartado porque no todas las variables se asociaron positivamente en un primer factor “talla” como es esperable con este tipo de análisis (Rising & Somers 1989; Freeman & Jackson 1990; revisado en Senar & Pascual 1997), posiblemente porque las variables del pico tienen un elevado valor adaptativo. No tuvimos una repetibilidad suficiente al medir la quilla, lo que provocó patrones inconsistentes en las diferentes mediciones. Por tanto, usamos el peso corporal como indicativo del tamaño del ave a la hora de controlar el efecto de la talla, dividiendo los valores brutos de las distintas variables por la raíz cúbica del peso. En el caso concreto del volumen del pico, la división fue por el peso bruto, ya que ambas medidas son volúmenes. El peso corporal es la suma del peso estructural y del peso de las reservas de nutrientes, y éste último puede variar con factores de diversa índole como el estado reproductor o la capacidad competitiva (revisado en Pascual &

Senar 1997), por lo que el uso del peso corporal como indicador de tamaño ha sido criticado por algunos autores (por ejemplo, Pascual & Senar 1997). No obstante, se ha empleado en diversos estudios por ser fácil de tomar en el campo y por tener alta fiabilidad/repetibilidad (por ejemplo, Carrascal et al. 1994; Calmaestra & Moreno 1998; Fiedler 2005).

En este capítulo se analiza una doble comparación geográfica: Tabernas vs. Marruecos y Canarias vs. Marruecos. Para tal fin contamos con dos juegos de datos en Tabernas (años 2004 y 2005), dos en canarias (Fuerteventura y Lanzarote) y otros dos en Marruecos (campo y museo). Utilizamos un ANOVA bifactorial para investigar la influencia del sexo y de la población en la morfología de los camachuelos. Calculamos el dimorfismo sexual de las distintas variables brutas con la fórmula (Greenwood 2003):

$$\text{Dimorfismo} = \log (\text{media poblacional machos} / \text{media poblacional hembras})$$

Basándonos en los resultados de los ANOVAs, cuando el sexo no afectó a las variables estudiadas, las comparaciones geográficas se realizaron juntando los sexos. Como nuestro objetivo era estudiar las diferencias geográficas a gran escala por encima de las diferencias dentro de cada uno de los subconjuntos de datos, usamos las comparaciones planeadas del programa Statistica 6.0 (StatSoft) para estudiar si las aves ibéricas (los dos años juntos) y canarias (las dos islas juntas) variaron morfológicamente respecto a las norteafricanas (ejemplares de campo y de museo juntos). No obstante, en las gráficas se presentan cada subconjunto de datos por separado ya que en uno de los epígrafes de la discusión se comentan las diferencias dentro de cada subconjunto.

Resultados

Excepto en el tarso, todas las variables brutas estudiadas son sexualmente dimórficas (Tabla 1), si bien la anchura del pico lo es de forma marginal ($p=0.06$). Los machos fueron siempre mayores que las hembras (Fig. 1).

	g. l.	F	<i>p</i>
Peso corporal			
Sexo	1, 110	8.39	<0.01
Localidad	5, 110	2.83	0.02
Interacción	5, 110	0.64	0.67
Longitud del pico			
Sexo	1, 119	19.80	<0.0001
Localidad	5, 119	7.11	<0.0001
Interacción	5, 119	1.46	0.21
Altura del pico			
Sexo	1, 118	22.18	<0.0001
Localidad	5, 118	5.63	<0.001
Interacción	5, 118	0.78	0.56
Anchura del pico			
Sexo	1, 118	3.66	0.06
Localidad	5, 118	3.78	<0.01
Interacción	5, 118	1.58	0.17
Volumen del pico			
Sexo	1, 118	25.11	<0.0001
Localidad	5, 118	6.34	<0.0001
Interacción	5, 118	1.17	0.33
Longitud del ala			
Sexo	1, 119	71.20	<0.0001
Localidad	5, 119	10.60	<0.0001
Interacción	5, 119	1.70	0.14
Longitud de la cola			
Sexo	1, 116	11.22	<0.01
Localidad	5, 116	11.20	<0.0001
Interacción	5, 116	0.27	0.93
Longitud del tarso			
Sexo	1, 102	0.45	0.50
Localidad	4, 102	0.77	0.55
Interacción	4, 102	1.88	0.12

Tabla 1. Resultado de los ANOVAs realizados para estudiar las diferencias intersexuales e interpoblacionales en el peso y en las variables morfológicas brutas. Los tamaños muestrales son los mismos que los reflejados en las Figuras 2, 3a, 3b, 3c, 3d, 5, 6 y 9.

El grado de dimorfismo sexual (Fig. 1), aunque varió entre las distintas poblaciones, fue más marcado en variables como la longitud y el volumen de pico, la longitud del ala y el peso. Llama la atención la falta de dimorfismo en Tabernas 2004 en el pico y Lanzarote en el peso, a pesar de ser dos variables marcadamente dimórficas en

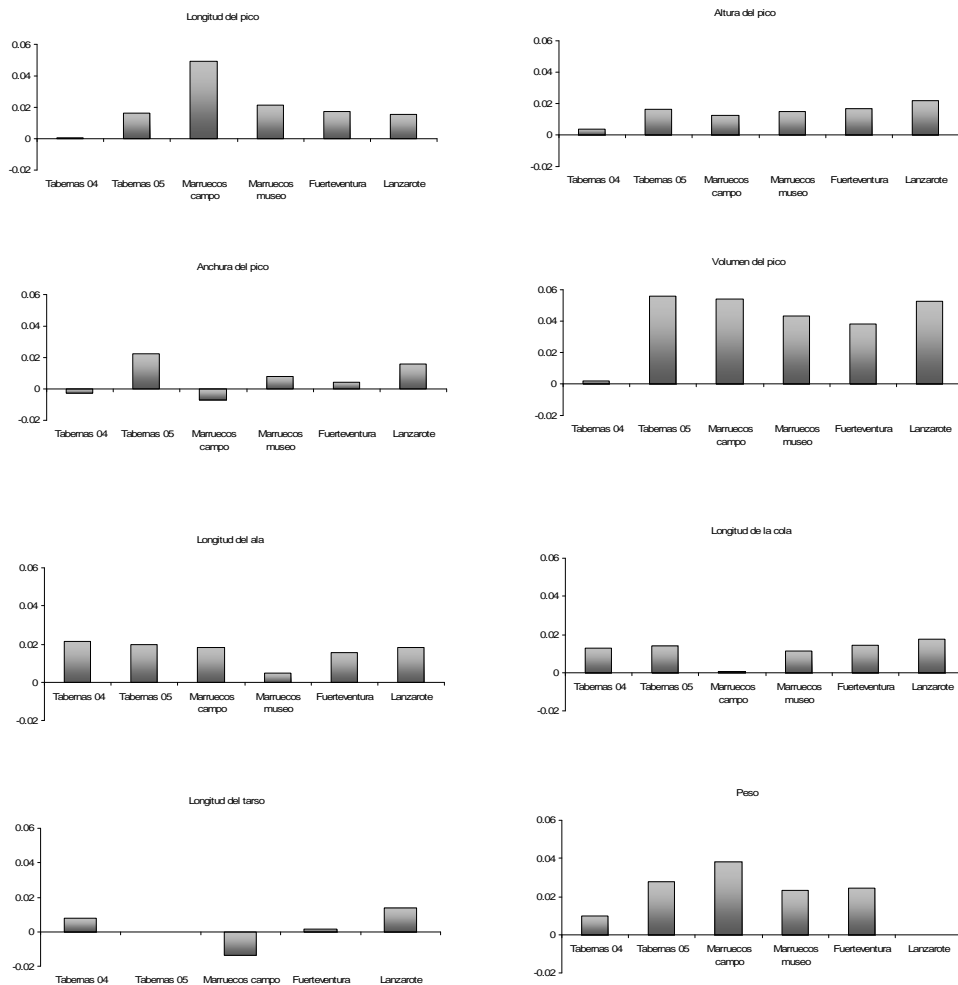


Figura 1.- Dimorfismo sexual en las variables brutas estudiadas en el camachuelo trompetero. Valores positivos representan sesgos a favor de los machos y negativos sesgos a favor de las hembras.

las otras localidades y/o años, así como la mayor longitud del tarso en las hembras marroquíes capturadas en el campo.

Una vez relativizado por el peso, los machos siguen presentando mayor longitud, altura y volumen de pico y una mayor longitud del ala (Tabla 2). En el caso de la

	g. l.	F	p
Longitud del pico			
Sexo	1, 110	9.08	<0.01
Localidad	5, 110	9.94	<0.0001
Interacción	5, 110	1.40	0.23
Altura del pico			
Sexo	1, 109	5.46	0.02
Localidad	5, 109	10.87	<0.0001
Interacción	5, 109	0.86	0.51
Anchura del pico			
Sexo	1, 109	0.32	0.57
Localidad	5, 109	4.87	<0.001
Interacción	5, 109	1.69	0.14
Volumen del pico			
Sexo	1, 109	7.17	<0.01
Localidad	5, 109	10.66	<0.0001
Interacción	5, 109	0.97	0.44
Longitud del ala			
Sexo	1, 110	12.12	<0.0001
Localidad	5, 110	6.28	<0.0001
Interacción	5, 110	0.85	0.52
Longitud de la cola			
Sexo	1, 107	1.77	0.19
Localidad	5, 107	8.05	<0.0001
Interacción	5, 107	0.62	0.68
Longitud del tarso			
Sexo	1, 100	3.57	0.06
Localidad	4, 100	0.78	0.54
Interacción	4, 100	3.55	<0.01

Tabla 2. Resultado de los ANOVAs realizados para estudiar las diferencias intersexuales e interpoblacionales en las variables morfológicas una vez eliminado el efecto de la talla dividiendo cada valor por la raíz cúbica del peso, excepto el volumen del pico que se relativizó dividiendo por el peso. Los tamaños muestrales son los mismos que los reflejados en las Figuras 4a, 4b, 4c, 4d, 7, 8 y 10.

longitud del tarso relativizado por el peso, las hembras tuvieron tarsos marginalmente ($p=0.06$) más largos.

Las hembras de Tabernas fueron significativamente más pesadas que las de Marruecos. El resto de las comparaciones en esta variable resultaron ser no significativas (Fig. 2).

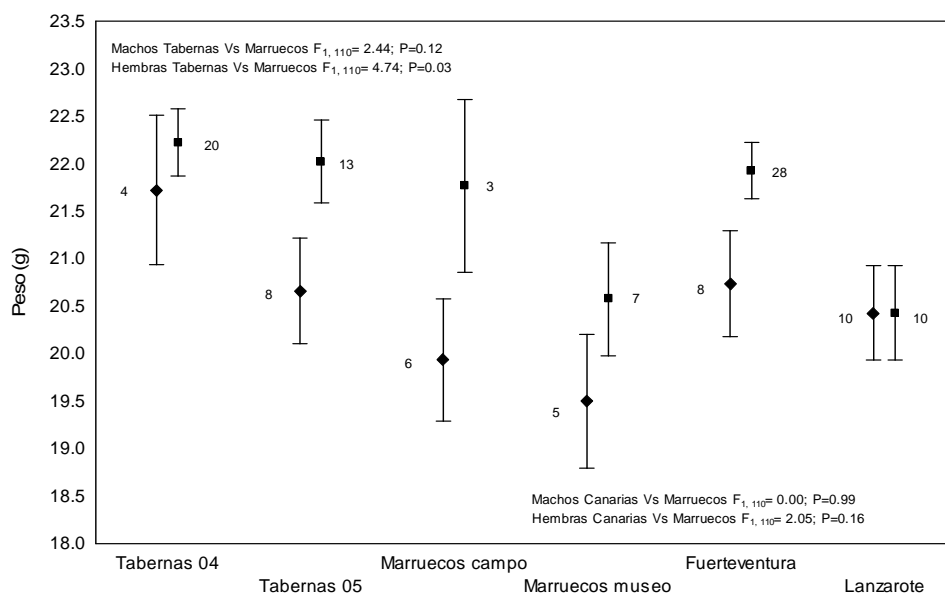
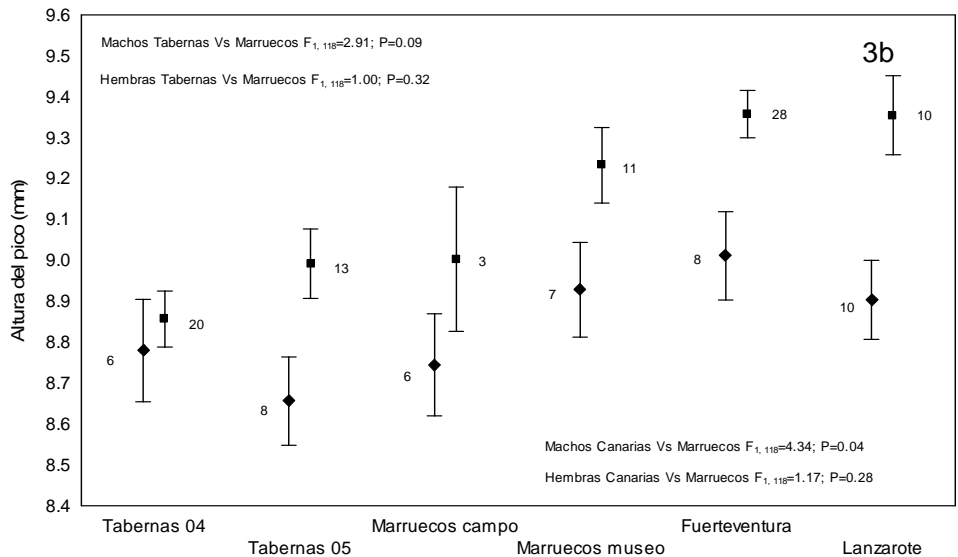
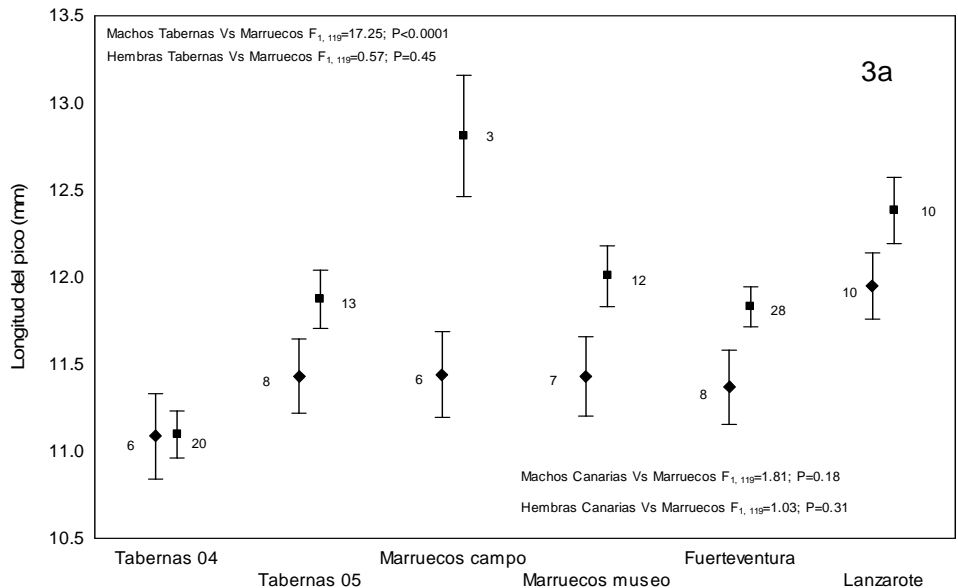
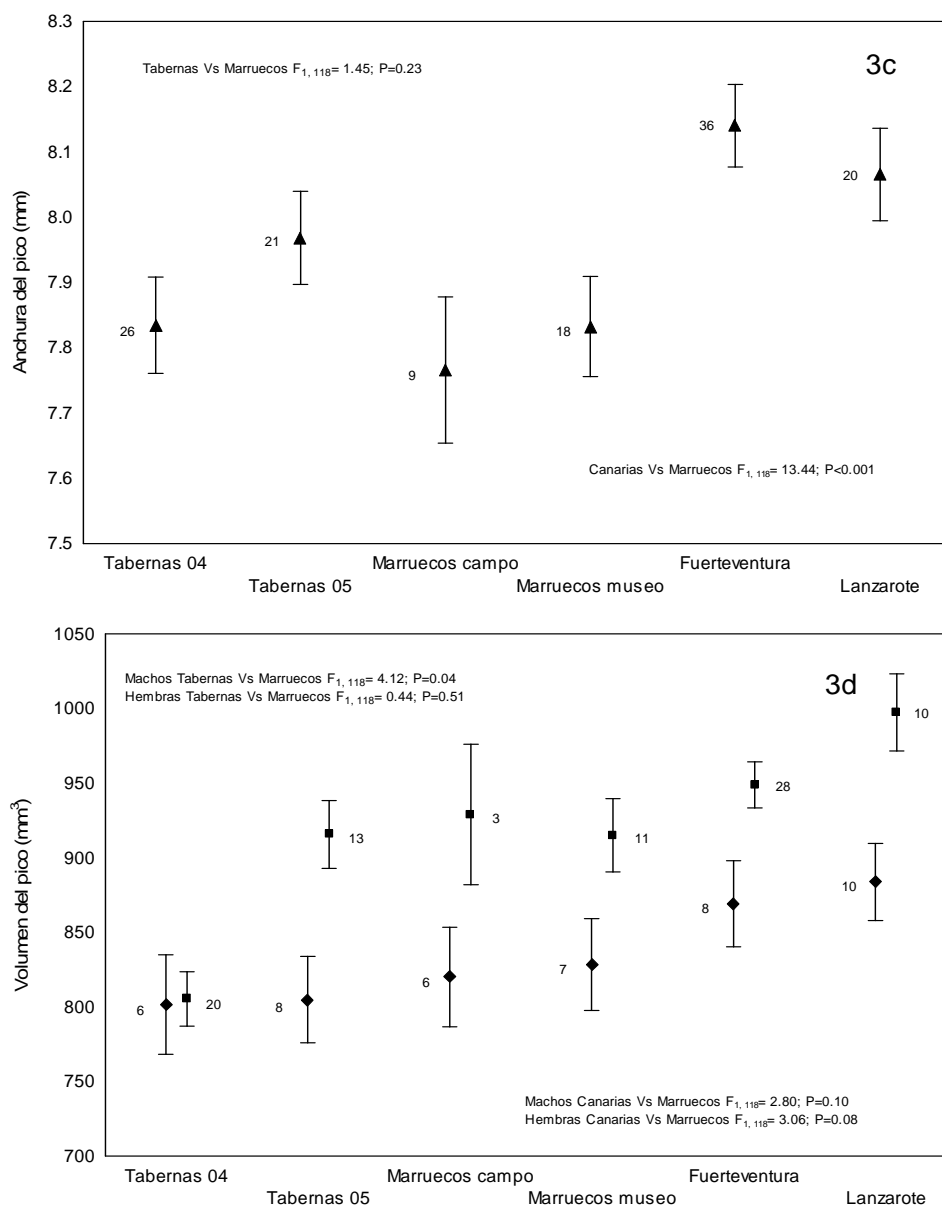


Figura 2.- Valores medios del peso para machos (cuadrados) y hembras (rombos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

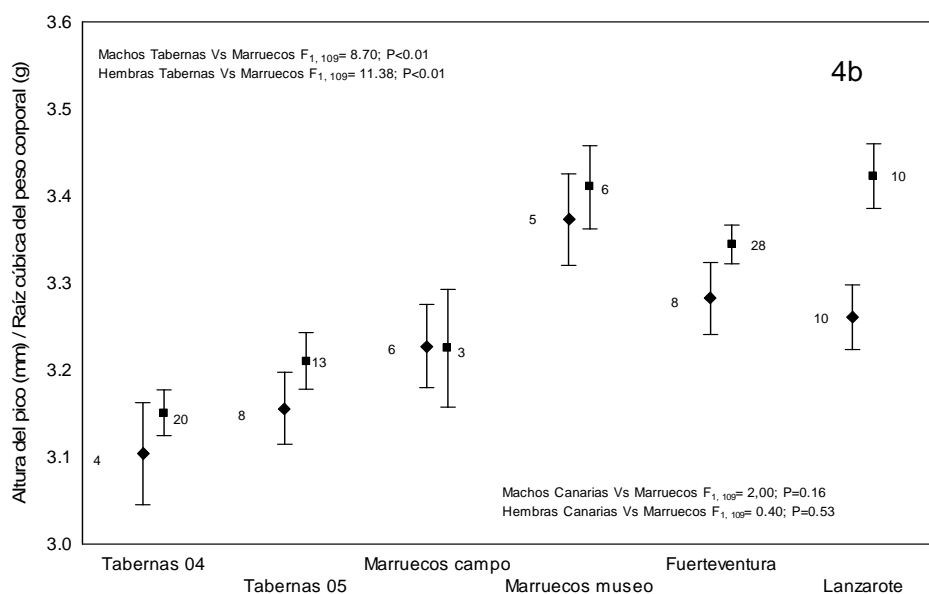
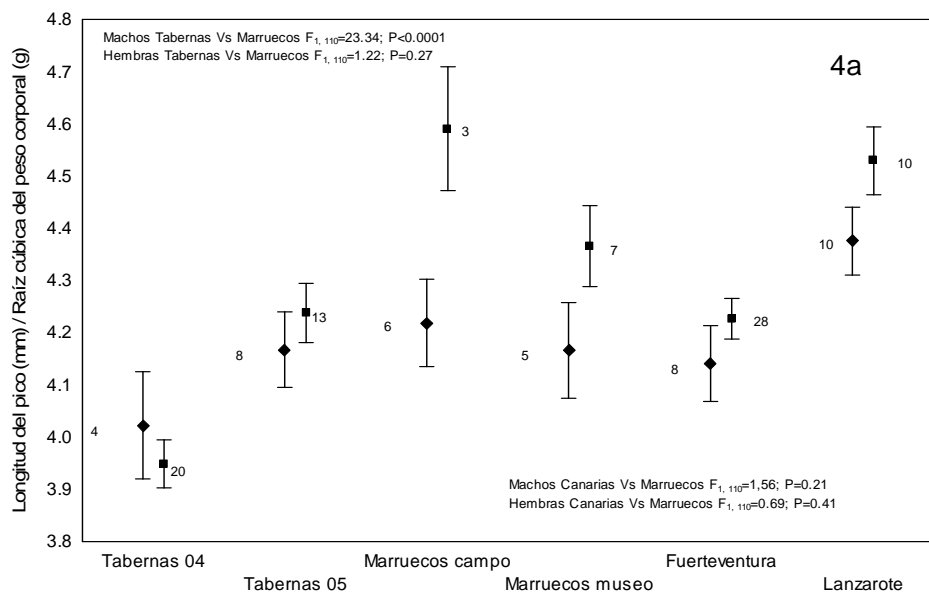
Los camachuelos machos de Tabernas presentan picos de menor tamaño que los de Marruecos en las medidas brutas de la longitud y del volumen de pico (Figs. 3a y 3d). Las aves norteafricanas, a su vez, tienen picos menores que los de las aves insulares para la altura del pico en los machos y para la anchura del pico en ambos sexos juntos (Figs. 3b y 3c). Los patrones descritos con las variables brutas se repiten en gran medida

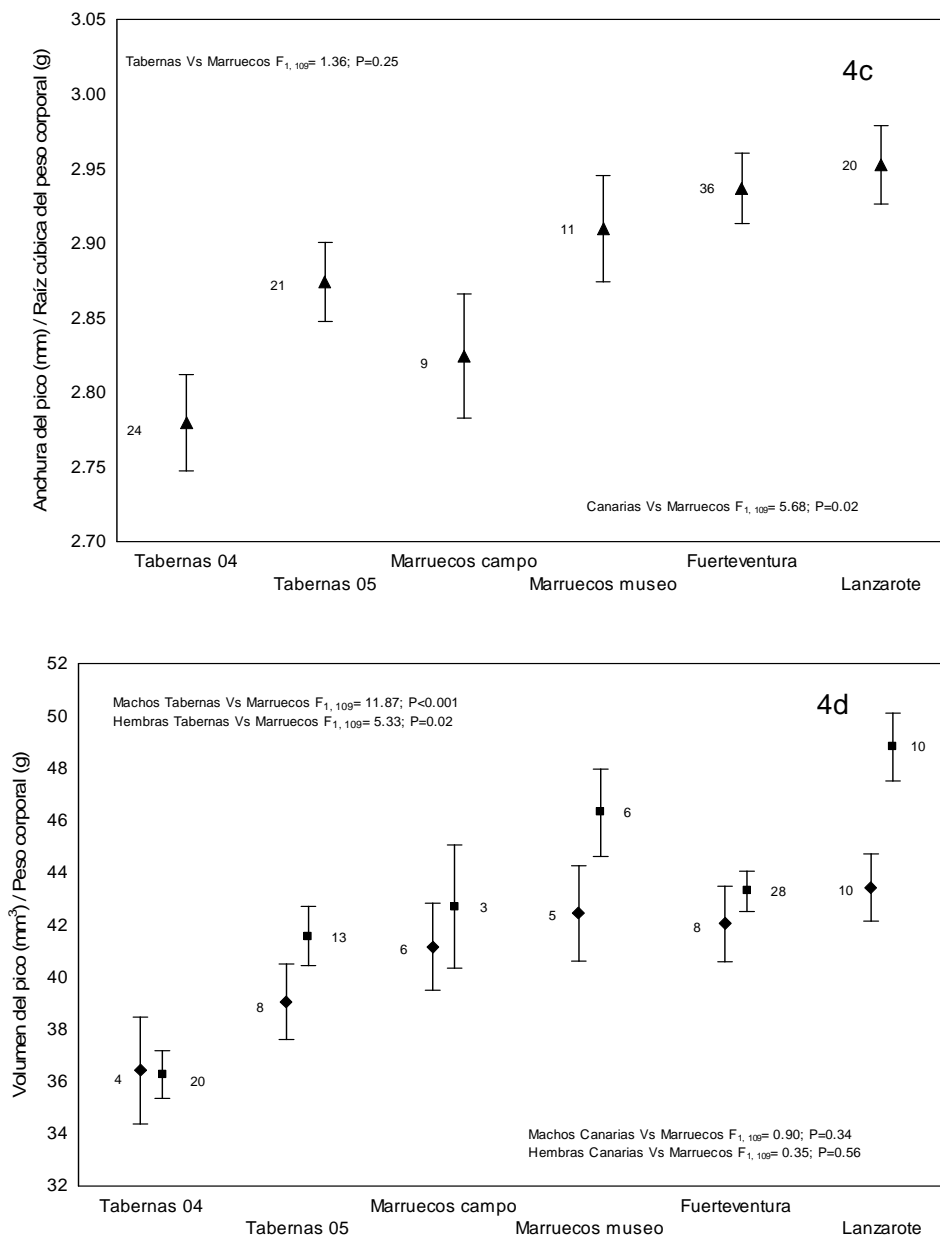
cuando se analizaron las variables relativizadas (Figs. 4a, 4b, 4c, 4d), salvo en la altura del pico. En esta variable, el mayor peso de los ejemplares capturados en Tabernas, hace que sus picos sean en proporción aún más pequeños y las diferencias se vuelvan significativas (Fig. 4b).





Figuras 3a, 3b, 3c, 3d.- Valores medios para distintas medidas brutas del pico para machos (cuadrados), hembras (rombos) o ambos sexos juntos (si la variable no es dimórfica; triángulos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.





Figuras 4a, 4b, 4c, 4d.- Valores medios para distintas medidas del pico relativizadas por el peso para machos (cuadrados), hembras (rombos) o ambos sexos juntos (si la variable no es dimórfica; triángulos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

En lo que se refiere a las medidas brutas de la longitud del ala (Fig. 5) y de la cola (Fig. 6), las hembras marroquíes tuvieron alas significativamente más largas tanto respecto a las hembras peninsulares como a las canarias, patrón que se repitió en la comparación entre machos norteafricanos e insulares. Tanto los machos como las hembras norteafricanas tuvieron colas más largas que los ejemplares canarios. En las variables relativizadas los patrones fueron idénticos para el ala (Fig. 7) y algo más acusados en la cola (Fig. 8), aunque en este caso la comparación no es directa pues, al no haber dimorfismo sexual en la cola (Tabla 2), se juntaron los sexos en el análisis.

La longitud del tarso no fue significativamente distinta en ninguna de las dos comparaciones ni para la variable bruta (Fig. 9) ni para la relativizada (Fig. 10).

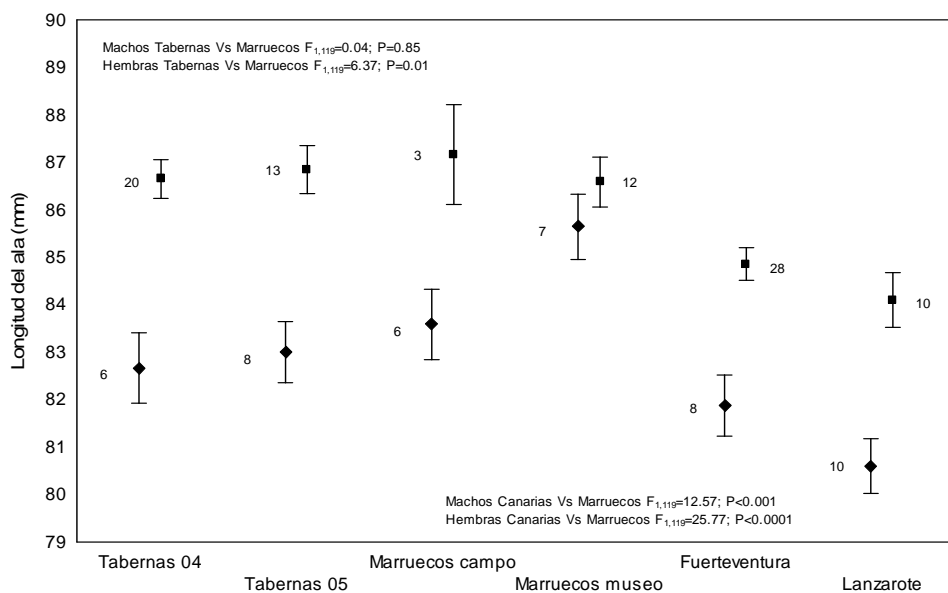


Figura 5.- Valores medios para la longitud del ala bruta para machos (cuadrados) y hembras (rombos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

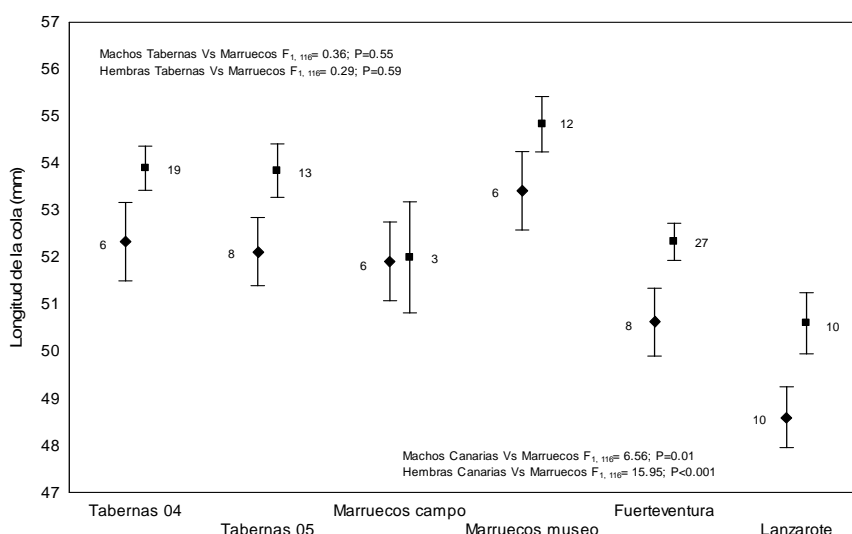


Figura 6.- Valores medios para la longitud de la cola bruta para machos (cuadrados) y hembras (rombos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

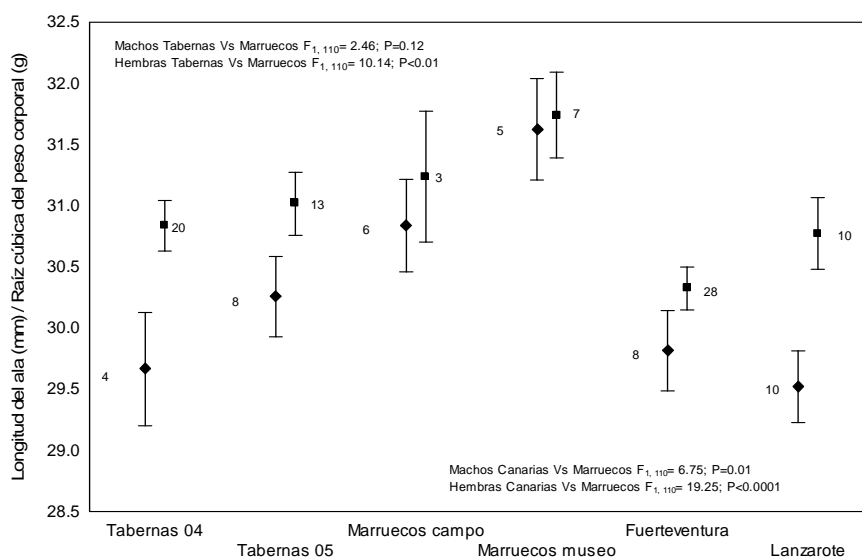


Figura 7.- Valores medios para la longitud relativizada de la cola para machos (cuadrados) y hembras (rombos). Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

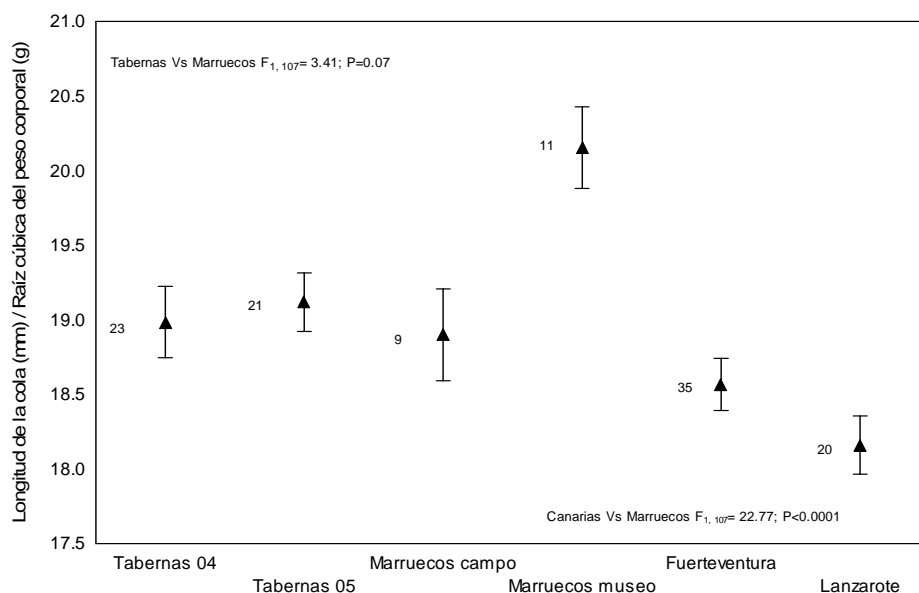


Figura 8.- Valores medios para la longitud relativizada de la cola. Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

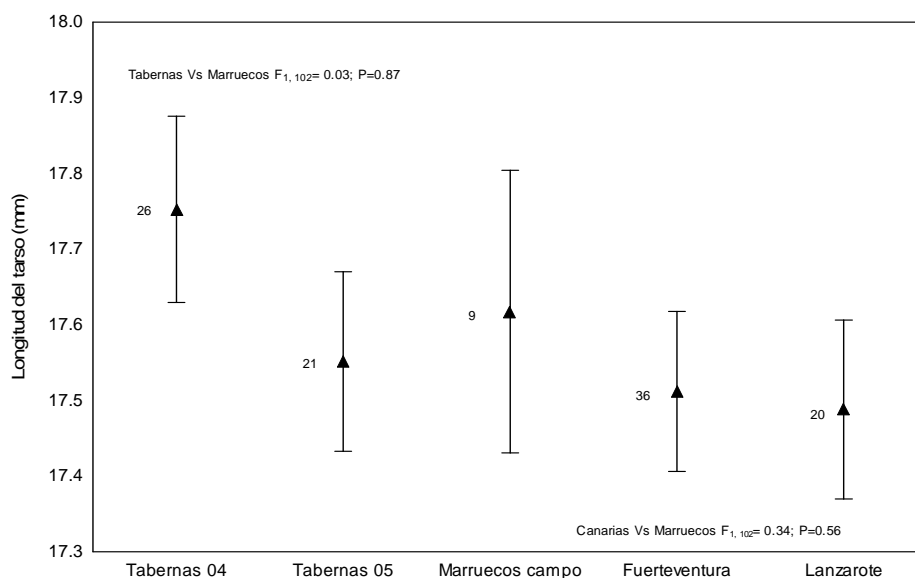


Figura 9.- Valores medios para la longitud bruta del tarso. Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

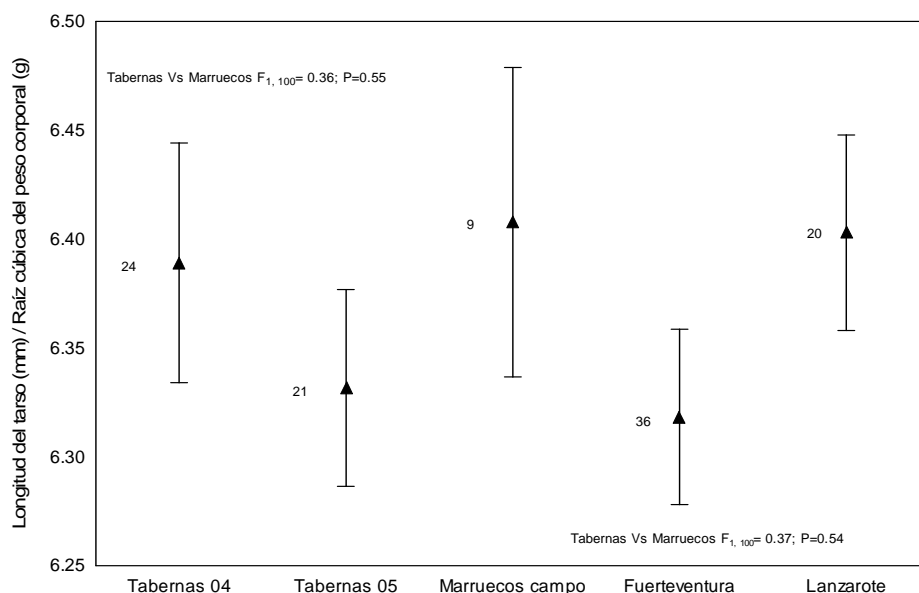


Figura 10.- Valores medios para la longitud relativizada del tarso. Las barras verticales muestran los errores estándar. Los resultados de las comparaciones planeadas al analizar las diferencias entre Marruecos y Tabernas (arriba a la izquierda) y Marruecos y las Canarias (abajo a la derecha) se muestran dentro del gráfico, así como los tamaños muestrales.

Discusión

Nuestros resultados muestran distintos patrones en función de las comparaciones evaluadas ya que, por ejemplo, mientras que las hembras de Tabernas fueron más pesadas que las hembras de Marruecos, los machos no presentaron diferencias significativas. Por el contrario, las aves de Marruecos no difirieron de las de Canarias en esta variable. Varias medidas del pico fueron menores en las aves de Tabernas que en las norteafricanas y en éstas, a su vez, menores que en las aves canarias. El número de comparaciones significativas en las variables del pico fue mayor en los machos. Las hembras marroquíes tuvieron alas más largas comparadas tanto con las hembras de Tabernas como con las de las Canarias, patrón que se repitió en la comparación de los machos norteafricanos frente a los canarios y en la longitud de la cola comparando aves

de Marruecos frente a las de las Canarias. Finalmente, no hubo diferencias en la longitud del tarso entre regiones.

La teoría neutral de la evolución fenotípica propone que, en ausencia de selección y flujo génico, entre dos poblaciones separadas se espera una diferenciación fenotípica por el mero efecto de la deriva genética (Lynch & Hill 1986). Por tanto, se puede esperar que cuanto más tiempo haya transcurrido desde que dichas poblaciones se separaron, mayor será su grado de diferenciación morfológica (Merilä 1997 y referencias allí). Sin embargo, aunque la ausencia de flujo génico es un hecho plausible y fácilmente contrastable, la ausencia de presiones de selección que puedan afectar a variables morfológicas con alto valor adaptativo como las que se estudian es una premisa menos plausible. En todo caso, al estar las poblaciones canarias y norteafricanas genéticamente diferenciadas (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**) no es posible con nuestros datos discriminar cual de los dos mecanismos ha dado origen a las diferencias morfológicas encontradas entre estas dos poblaciones. Por el contrario, se podía esperar que una población como la ibérica, que mantiene un flujo génico continuado con la población norteafricana (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**), no se diferenciara morfológicamente de dicha población. Sin embargo, nuestros resultados no se ajustan a tal predicción ya que hay comparaciones del pico y del ala que son estadísticamente distintas entre la población de Tabernas y la de Marruecos. De esto se puede deducir que las presiones de selección que afectan a la morfología del camachuelo trompetero son muy intensas y actúan muy rápidamente incluso en un escenario de alto intercambio poblacional. A este respecto varios autores han encontrado que las presiones selectivas pueden inducir diferenciaciones morfológicas notables en pocas generaciones si la selección es fuerte (por ejemplo, Grant 1986, 1998; Clegg et al. 2002; Goheen et al. 2003).

Morfología del pico

El diseño del pico es seguramente el rasgo morfológico más adaptativo en los fringílidos ya que se ha visto que puede presentar una morfología muy variable como respuesta a la dieta de las distintas especies o poblaciones (Grant 1968, 1986, 1998; Grant & Grant 1995b, 2002; Grenier & Greenberg 2005), e incluso de los distintos individuos (Grant 1968; Smith 1987). En nuestro estudio hemos observado que tanto la población de Tabernas como la canaria muestran diferencias significativas respecto a los individuos norteafricanos en distintas medidas del pico. Las diferencias encontradas entre Tabernas y Marruecos son en cierta forma inesperadas ya que ambas poblaciones son genéticamente similares (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Aunque no podemos descartar que nuestros resultados se deban a procesos de dispersión dependiente del fenotipo o al papel del azar (Grant & Grant 1995a), nuestros resultados parecen sugerir presiones selectivas en Tabernas a favor de los ejemplares de pico pequeño. Sería por tanto esperable que las aves ibéricas se alimentasen de semillas más pequeñas y blandas ya que las aves con picos pequeños son más eficaces manejando este tipo de semillas (Grant 1986; Smith 1987; Grant & Grant 1995b, 2002). En el caso de las aves canarias, éstas muestran picos significativamente mayores que los de las aves de Marruecos. Sería, por tanto, esperable que las aves canarias consumieran semillas más grandes y duras (Grant 1986; Smith 1987; Grant & Grant 1995b, 2002) y tuvieran un mayor espectro trófico (Grant 1965, 1998; Clegg & Owens 2002). Desafortunadamente no tenemos datos sobre el espectro trófico en las distintas poblaciones. Sin embargo, datos observacionales sobre la alimentación del camachuelo muestran que mientras que en Almería se alimenta básicamente de semillas verdes de crucíferas como *Diplotaxis* spp. y *Moricandia* spp. (Carrillo 2007) que tienen semillas de pequeño tamaño (0.8-1.2 x 0.5-0.9 mm y 1.2 x 0.8 mm, respectivamente, Castroviejo et al. 1996), en las Canarias lo

hacen de semillas de una gran variedad de especies (Martín & Lorenzo 2001) como gramíneas, *Launaea arborescens* (tamaño de la semilla 3.0-4.0 x 0.6-1.0 mm, Schutz & Milberg 1997) o *Polygonum* spp. (tamaño del aquenio: 2.0-4.0 x 2.0-4.5 mm, Castroviejo et al. 1990). No obstante, al menos durante la primavera y en Fuerteventura, la dieta se compone fundamentalmente de *Beta patellaris* (Autores, datos inéditos), una especie cuyas semillas son más duras y de mayor tamaño (2.5-4.0 x 3.0-5.0 mm, Castroviejo et al. 1990) que las de las que se alimenta en la Península. Aunque estos datos parecen sugerir que las distintas morfologías del pico estén ligadas a diferencias en las semillas de las que se alimenta cada población, serían necesarios datos más completos y datos de alimentación en Marruecos para corroborar este punto.

En lo que respecta al dimorfismo sexual, las distintas variables del pico se encuentran entre las más dimórficas, a excepción de la anchura. En nuestro caso, los machos tienen picos significativamente más largos, más altos y más voluminosos que las hembras, tanto en valor absoluto como relativo, al igual que sucede con la longitud del ala. El dimorfismo sexual que nosotros encontramos se ha hallado también en otras especies y poblaciones de fringílidos (por ejemplo, Price 1984). Hay que mencionar que, en nuestro estudio, la excepción al acusado dimorfismo en el pico son los ejemplares medidos en Tabernas en el año 2004, donde apenas hubo dimorfismo en estas variables (véase más adelante).

Se han propuesto diversos mecanismos que pueden derivar en dimorfismo entre machos y hembras, pudiendo actuar simultáneamente, aunque la demostración de la existencia de alguno de estos mecanismos no necesariamente implica que haya dado lugar al dimorfismo sexual (Hedrick & Temeles 1989). Estos mecanismos que pueden conducir al dimorfismo sexual son (Hedrick & Temeles 1989): (i) selección sexual. Si alguno de los caracteres que confieren ventajas a la hora de competir por una pareja o a

la hora de resultar elegido queda fijado en alguno de los sexos hará que el dimorfismo sexual evolucione ya que variaciones en ese carácter tenderán a asegurar más y/o mejores emparejamientos. Por ejemplo, el tamaño corporal es un carácter muy importante en numerosas especies, estando frecuentemente relacionado positivamente con la capacidad competitiva o con la fecundidad (revisado en Hedrick & Temeles 1989). Por el contrario, en los pinzones de las Galápagos, la selección actúa a favor de las hembras de menor tamaño ya que éstas comienzan a criar antes y realizan más puestas (Price 1984). Las exageraciones de las estructuras tróficas son un ejemplo de rasgos que puede favorecer a los machos que más las desarrollan a la hora de competir por las hembras o a la hora de ser elegidos por éstas (revisado en Shine 1989). La longitud de la cola de la golondrina es otro ejemplo, ya que los machos con las colas más largas son seleccionados como mejores reproductores por las hembras (Møller 1988); (ii) segregación del nicho trófico entre machos y hembras. En diversas especies de mosquitos, por ejemplo, las hembras son hematófagas mientras que los machos se alimentan de néctar, lo que ha derivado en distintas estructuras tróficas en cada sexo (Shine 1989). Esta variación del nicho trófico ligada al sexo implica una reducción de la competencia entre los sexos al alimentarse cada uno de distintos recursos dentro de un mismo hábitat (Bleiweiss 1999, 2001; Temeles et al. 2000; Grant & Grant 2003; Randford & Du Plessis 2003); (iii) división de las tareas reproductoras entre el macho y la hembra. Distintas tareas reproductoras pueden provocar adaptaciones morfológicas en cada uno de los sexos como ocurre, por ejemplo, en los murciélagos, donde las hembras son mayores que los machos porque tienen que transportar el feto (revisado en Hedrick & Temeles 1989). En el caso del pico en los passeriformes se ha propuesto que, al menos en algunos años, un marcado dimorfismo entre los progenitores puede aumentar la supervivencia de la nidada a través de una mejora en la eficiencia de las cebas, ya que el

espectro trófico cubierto por ambos progenitores es mayor y la competencia menor (Gosler 1987a). No obstante, estudios similares no han encontrado tales ventajas (Price 1984; Matthysen et al. 1991). Merece la pena destacar que algunos autores como Price (1984) consideran que la segregación del nicho trófico durante la época reproductora (esto es, la división de las tareas reproductoras) es una variante de la *Hipótesis de la variación del nicho*. Esta hipótesis sugiere que el dimorfismo sexual habría evolucionado para reducir la competencia trófica entre machos y hembras mediante la segregación del nicho trófico, ya sea durante la época reproductora o fuera de ella. En este sentido, estudiando pinzones de las Galápagos, Price (1984) encuentra que mientras que existe una marcada segregación del nicho trófico fuera de la época de reproducción (los machos se alimentan de semillas mayores ya que son capaces de partirlas al tener picos mayores), no hay diferencias en los nichos de alimentación durante la época de cría (ambos se alimentan de pequeñas semillas, orugas y polen). Por tanto, las mismas presiones selectivas puedan actuar de manera distinta sobre cada sexo en distintas estaciones o en distintos años (Boag & Grant 1981; Price 1984). En este sentido, varios autores han encontrado diferencias estacionales en el dimorfismo del pico en distintas especies de passeriformes (Gosler 1987a, b; Matthysen 1989; Matthysen et al. 1991).

Es difícil establecer cual de estos mecanismos ha favorecido el dimorfismo sexual encontrado en nuestro estudio. En el camachuelo se observa un marcado comportamiento de guarda de la pareja, ya que el macho sigue a la hembra a todas partes, a menudo cantando (incluso cuando ésta entra al nido) y atacando a otros machos que se acercan (autores, observación personal). Este comportamiento sugeriría que el mecanismo de la selección sexual puede ser importante en esta especie para la evolución del dimorfismo sexual. Un posible efecto paralelo al mecanismo de la selección sexual es que los picos más grandes facilitan el consumo de semillas más

grandes (Grant 1986; Smith 1987; Grant & Grant 1995b, 2002), que son más frecuentes en ambientes áridos (Baker 1972; Yu et al. 2007) y durante periodos de sequía (Boag & Grant 1981). Una mejor alimentación podría mejorar tanto la tasa de supervivencia (Boag & Grant 1981) como el éxito a la hora de emparejarse mediado por una mejor condición corporal. Hasta la fecha se carece de estudios sobre el nicho trófico de la especie, por lo que la segunda hipótesis no puede ser evaluada apropiadamente a día de hoy. Finalmente, aunque se sabe que la especie presenta cierta división en las tareas reproductoras (el nido es construido exclusivamente por la hembra, el macho siempre acompaña a la hembra cuando ésta ceba, pero él no siempre alimenta a los pollos; autores, observación personal) la información de la que se dispone es insuficiente para evaluar la tercera hipótesis.

Morfología del aparato locomotor

En lo que se refiere al aparato locomotor, las hembras de Tabernas tuvieron alas significativamente menores que las hembras de Marruecos. Tanto los machos como las hembras de las Canarias tuvieron alas y colas más cortas que los ejemplares de Marruecos. No hubo ninguna diferencia geográfica en la longitud del tarso.

Las diferencias en las estructuras de vuelo se han asociado con diferencias en la capacidad de vuelo tanto a nivel poblacional (Fitzpatrick 1998; Tellería & Carbonell 1999; Pérez-Tris et al. 2000; Fiedler 2005) como individual (Skjelseth et al. 2007). Nosotros encontramos que las hembras de la población en expansión tienen alas más cortas que las hembras de su población fuente. Por lo tanto, nuestros resultados sugerirían que las hembras de Marruecos podrían dispersarse más lejos, ya que la longitud alar se ha relacionado positivamente con la capacidad dispersiva de las hembras de otro paseriforme, el gorrión común *Passer domesticus* (Skjelseth et al.

2007). Esta hipótesis estaría en consonancia con el patrón general que sugiere que, entre los passeriformes, la dispersión entre el lugar de nacimiento y el lugar de la primera reproducción o potencial reproducción (esto es, la *dispersión natal*; Greenwood & Harvey 1982) es más importante entre las hembras (revisado en Greenwood & Harvey 1982; Clarke et al. 1997). La explicación a este patrón sería que al tener los passeriformes un sistema reproductor basado en gran parte en el hecho de que los machos con mejores territorios suelen tener mejores emparejamientos, sería beneficioso para ellos permanecer cerca del territorio natal, ya que así podrían obtener beneficios de su conocimiento de los recursos disponibles en ese territorio (Greenwood 1980). Por el contrario, las hembras obtendrían beneficios de la dispersión ya que podrían escoger entre varios machos y/o territorios al tiempo que reducirían la endogamia (Greenwood 1980).

En lo que se refiere a las comparaciones entre aves insulares y continentales, nuestros datos reflejan los patrones esperados ya que las poblaciones insulares tuvieron alas más cortas (Fitzpatrick 1998). Este patrón se ha explicado en base a la marcada fidelidad al territorio típica de las aves insulares mediada por la estabilidad del hábitat y la reducida depredación (Blondel 2000). El patrón registrado en la longitud alar se refleja en gran medida en la longitud caudal posiblemente porque ambas medidas están altamente correlacionadas (Fitzpatrick 1999).

En lo que se refiere a la longitud del tarso, ésta se ha relacionado con el comportamiento de búsqueda de alimento (es decir, la naturaleza de la percha usada y la forma en la que se usa), teniendo las aves que se alimentan en sustratos, o posiciones, más inestables los tarsos más cortos (Grant 1965; Carrascal et al. 1994). Esta variable es posiblemente poco adaptativa en el camachuelo trompetero ya que tanto los experimentos en aviario como las observaciones de campo concluyeron que esta especie

básicamente se alimenta en o desde el suelo (Carrillo 2007). No obstante, hay que hacer constar que los tamaños muestrales manejados en algunas submuestras son demasiado pequeños como para descartar completamente patrones no visibles con nuestros datos actuales.

Diferencias entre años, entre islas y entre ejemplares vivos y de museo

Las diferencias entre años en Tabernas son mayores en las variables del pico (no mostradas en la sección de Resultados). Se da además el caso de que los valores de estas variables en el año 2005 son más parecidos a los de Marruecos que a los del año 2004 en Tabernas. Resulta interesante mencionar que mientras que en el año 2004 la mayoría de los ejemplares se capturaron a mediados de la primavera (54% capturados en mayo), en el 2005 lo fueron al final de la misma (57% en julio). Tales resultados podrían ser explicados si existiera una llegada de ejemplares norteafricanos a la Península, al menos al final de la primavera, lo cual podría resultar plausible en función de los resultados de los análisis genéticos y de las fechas de captura (ver tablas 1 y 2 en et al. 2009; Capítulo 1). Puede incluso que esta llegada de ejemplares desde Marruecos fuera más acusada en el año 2005 debido a lo inusual de sus condiciones meteorológicas (Barrientos et al. 2007; **Capítulo 4**) ya que la escasez de alimento provoca un comportamiento nómada en nuestra especie de estudio (Cramp & Perrins 1994). Esta posible llegada de diferente cantidad de ejemplares norteafricanos podría también explicar las diferencias entre años en Tabernas en el grado de dimorfismo, más acusadas en el pico, si éste variase entre las aves residentes en Tabernas y las residentes en el Norte de África, tal y como parece deducirse de la Figura 1. En este sentido, cabe mencionar que algunos trabajos han encontrado diferencias geográficas en el nivel de dimorfismo ligadas a diferencias

geográficas en las presiones selectivas (véase Barbosa & Møller 1999 para las diferencias geográficas en el dimorfismo sexual de la cola de la golondrina).

Los patrones morfológicos en islas pueden variar por múltiples causas, entre ellas diferencias en el hábitat, en la alimentación de cada población o las diferencias existentes entre los colonizadores iniciales (Grant 1986; Grant & Grant 1995a; Clegg et al. 2002). En nuestro caso (análisis no mostrados en la sección de Resultados), los machos de Fuerteventura fueron más pesados y tuvieron menor volumen relativo de pico que los de Lanzarote. Ambos sexos mostraron picos más largos en Lanzarote tanto en las medidas brutas como en las relativizadas. Las medidas de la cola sin relativizar fueron más cortas en los ejemplares de Lanzarote. Estas diferencias pueden deberse a que: (i) los individuos que llegaron a cada isla fueron morfológicamente distintos y estas diferencias se han ido ampliando hasta nuestros días por efecto de la deriva; o, alternativamente, (ii) los ancestros fueron similares y la diferenciación ha sido *a posteriori*, bien por diferencias en las presiones selectivas o por deriva debido a un hipotético bajo número de colonizadores. Los análisis genéticos realizados en estas poblaciones indican que ambas islas han sufrido cuellos de botella, lo que parece indicar la existencia de pequeños grupos de colonizadores (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Este punto favorecería el primero de nuestros escenarios por la gran influencia del azar. No obstante, si la deriva por sí sola es la responsable de las diferencias morfológicas, sería esperable una congruencia con los datos obtenidos a través de marcadores moleculares neutros (Illera et al. 2007) que en nuestro caso señalan que ambas islas son genéticamente similares (Barrientos et al. 2009; **Capítulo 1**). Ya que éste no es el caso, parece que diferentes presiones selectivas han influido en la morfología de los camachuelos en estas islas (Grant 1986). De hecho, estudios previos han demostrado que las diferencias de hábitat entre Fuerteventura y Lanzarote pueden llegar a ser tan

grandes como para que una especie de passeriforme sea común en una de las islas mientras se halla ausente en la otra (véase Illera et al. 2006 para la tarabilla canaria *Saxicola dacotiae*).

Diversos trabajos que han estudiado las diferencias entre las medidas de ejemplares vivos y de museo han encontrado que las pieles de museo pueden contraerse respecto a los ejemplares frescos (Bjordal 1983; Wilson & McCracken 2008), pudiendo incluso variar el porcentaje de encogimiento entre especies (Winker 1993). Nosotros encontramos diferencias estadísticamente significativas (no mostradas en la sección de Resultados) en la cola de los machos, que fue más larga en los ejemplares de museo y marginalmente en la cola relativizada de los machos y en la medida bruta del ala de las hembras. Las diferencias en la longitud de la cola entre ejemplares medidos en el campo y ejemplares medidos en museos se han relacionado con la retracción de la piel en estos últimos (Bjordal 1983), lo que podría afectar a nuestros resultados. Como explicaciones alternativas cabe señalar: (i) cambios acaecidos en el tiempo transcurrido desde que se capturaron los ejemplares de museo hasta que se hizo lo propio con los individuos medidos en el campo han podido afectar a la morfología de los ejemplares dentro de una misma población. Por ejemplo, Boag & Grant (1981) encuentran que en una población de pinzones de las Galápagos, tras un periodo de sequía, sólo sobrevivieron las aves más grandes y con picos más fuertes capaces de romper las semillas más duras que son las que fueron quedando paulatinamente en el banco de semillas. Esto implicó una rápida evolución morfológica hacia ejemplares de mayor tamaño y de mayor pico (Boag & Grant 1981); (ii) las localidades de captura no son exactamente las mismas, por lo que variaciones geográficas dentro de la población que habita el noroeste de África podrían haber influido en estos cambios. Sin embargo, la distribución de camachuelo en esta región es bastante continua y homogénea (Fig. 1 de la Introducción), lo que hace

presumir un alto intercambio de ejemplares entre las distintas localidades y que esta explicación sea posiblemente menos plausible; (iii) la proporción de aves capturadas fuera de la época de cría es mayor en las aves de museo, lo que podría afectar a nuestros resultados, ya que las medidas de determinadas estructuras pueden variar estacionalmente (por ejemplo, véase Gosler 1987a, b; Matthysen 1989; Matthysen et al. 1991 para la longitud del pico).

En resumen, los patrones detectados entre las distintas poblaciones estudiadas tienen que ver con diferencias en la morfología del pico y en las estructuras de vuelo. Encontramos que, tanto poblaciones genéticamente diferenciadas, como las que mantienen similar estructura gracias al abundante flujo génico, presentan diferencias morfométricas en las variables aquí estudiadas.

DISCUSIÓN INTEGRADORA

A lo largo de los capítulos que componen esta tesis se han identificado algunos de los patrones biogeográficos involucrados en la ecología de las poblaciones periféricas de camachuelo trompetero. En el **Capítulo 1** se analizó la estructura genética de las distintas localidades estudiadas en esta tesis. Estos análisis sostienen que la localidad norteafricana y las ibéricas forman un conjunto uniforme gracias al continuo flujo de individuos entre ellas, conclusión que se desprende de la ausencia de cuellos de botella en cualquiera de las cuatro localidades ibéricas estudiadas. Esta continua llegada de ejemplares ha mantenido uniformes varios parámetros poblacionales entre las localidades africanas y las peninsulares, como son los propios niveles de diversidad genética en las poblaciones periféricas (**Capítulo 1**) -en contra de lo que encuentran otros autores como Estoup et al. (2004) o Herborg et al. (2007)-, pero también otros como el tamaño de puesta (**Capítulo 3**) -en contra de los que encuentran Slagsvold (1981), Sanz (1998) o Fargallo (2004). Esta uniformidad hace que no sea posible clasificar a Tabernas como una típica población periférica de baja calidad. La continua llegada de individuos inadaptados a las condiciones de las localidades periféricas dificulta la adaptación al medio de las poblaciones que las habitan (Dias 1996; Kirkpatrick & Barton 1997), lo que lleva a que las poblaciones periféricas sean bastante sensibles a los fenómenos meteorológicos, como se ha visto tanto en el **Capítulo 4** como en otros estudios con el camachuelo trompetero (López-Iborra et al. 2006) o con otras especies (Hoffman & Blows 1994).

No obstante, no todos los rasgos estudiados en esta tesis son similares entre las poblaciones centrales (africanas) y periféricas (ibéricas) de camachuelo trompetero. Así, en el **Capítulo 5** encontramos marcadas diferencias en las comunidades de parásitos

entre ambos tipos de localidades y en el **Capítulo 6** mostramos que la morfología de estructuras como el pico o el ala presentan ya a día de hoy diferencias entre localidades genéticamente homogéneas. Aunque las diferencias en la carga parasitaria entre las localidades de origen y las de reciente expansión pueden ser acusadas en pocas generaciones (Torchin et al. 2003; Torchin & Mitchell 2004), las conclusiones que obtenemos en el **Capítulo 5** sólo apoyan parcialmente estos estudios previos ya que nuestros resultados son congruentes con ellos sólo para los hemoparásitos –que son especies de ciclos indirectos. Los ectoparásitos -de ciclos directos- también variaron entre la fuente y la población en expansión, pero en dirección opuesta a la propuesta por Torchin et al. (2003) o por Torchin & Mitchell (2004). Las variaciones morfológicas entre poblaciones genéticamente similares (**Capítulo 6**) parecen estar relacionadas con el elevado valor adaptativo de los rasgos estudiados, ya que caracteres relacionados con la eficacia biológica se ven más afectados por la selección natural (por ejemplo, Grant & Grant 1995b, 2002; Clegg et al. 2002; Hendry et al. 2006).

Los patrones estudiados entre poblaciones centrales e insulares sugieren que las poblaciones canarias han pasado por cuellos de botella que seguramente han acentuado su diferenciación genética frente a la población del norte de África (**Capítulo 1**). Sin embargo, estas diferencias no afectan a una variable como es el tamaño de puesta (**Capítulo 3**), que se esperaría que fuera menor en la localidad insular (revisado en Martin 1992; Blondel 2000; véase también Förschler & Kalko 2006; García-del-Rey et al. 2007; Rodríguez & Rodríguez 2007). Esta falta de diferencias en el tamaño de puesta resulta llamativa si tenemos en cuenta que poblaciones insulares genéticamente diferenciadas debieran responder de forma precisa a las singularidades del ambiente insular (Martin 1992). En lo que sí se diferencian las poblaciones insulares de las continentales es en la carga parasitaria (**Capítulo 5**), aunque nuevamente sólo los

hemoparásitos se ajustan a las predicciones previas que sugieren menor riqueza de parásitos en islas (Goüy de Bellocq et al. 2002), y en los rasgos morfológicos (**Capítulo 6**), al igual que sucede al comparar poblaciones genéticamente similares.

Finalmente, los patrones estudiados en esta tesis entre dos poblaciones periféricas (una insular y otra continental) relacionados con la selección de hábitat de nidificación (**Capítulo 2**) y con los parámetros reproductores (**Capítulo 3**) sugieren que ambos se ven afectados por las distintas comunidades de depredadores que habitan en las localidades estudiadas. Así, altas densidades de depredadores promueven por un lado que los camachuelos emplacen sus nidos en lugares donde se maximice la detección de los depredadores y, por otro lado, acortan el periodo de estancia de los pollos en el nido como medida antidepredadora. No obstante, si el riesgo de depredación es muy elevado, la eficacia de estos comportamientos parece reducida.

CONCLUSIONES

- 1.- A día de hoy, las poblaciones canarias de camachuelo trompetero se diferencian genéticamente tanto de las norteafricanas como de las peninsulares.
- 2.- La Península Ibérica parece haber recibido repetidamente colonizadores procedentes de África. Esto explicaría la elevada diversidad genética de las localidades periféricas ibéricas y habría evitado los cuellos de botella en estas localidades.
- 3.- Desplazamientos de individuos hacia la periferia del rango de distribución durante el periodo no reproductor preceden al establecimiento de cuarteles reproductores en esa periferia.
- 4.- El camachuelo puede criar de forma habitual en dos tipos de nido muy distintos: en el suelo o en taludes.
- 5.- Mientras que criar en taludes en La Oliva aumentó el éxito reproductor, en Tabernas este sustrato no mejoró la productividad.
- 6.- Patrones opuestos de selección del hábitat de nidificación llevaron a un similar uso del hábitat en dos localidades con muy distinta disponibilidad del mismo.
- 7.- Aunque distintos patrones de selección del hábitat de nidificación pueden estar mediados por diferentes comunidades de depredadores, la eficacia de dicha selección es reducida bajo un elevado riesgo de depredación.

8.- No encontramos diferencias en el tamaño de puesta entre las tres regiones estudiadas.

9.- Las diferencias encontradas en la duración de la estancia de los pollos en el nido y en la productividad entre dos localidades periféricas parecen estar mediadas por la depredación.

10.- Mientras que la temperatura afectó a la fenología de la reproducción en una localidad en el límite norte del rango de distribución, la lluvia no influyó. Ninguno de estos dos factores climáticos afectó al resto de los parámetros reproductores.

11.- Encontramos soporte para el efecto isla y para la Hipótesis de la Pérdida de Enemigos en los endoparásitos del camachuelo trompetero. Por el contrario, los ectoparásitos no sufrieron pérdidas ni en la riqueza de especies ni en la prevalencia cuando los camachuelos colonizaron nuevas áreas.

12.- Tanto poblaciones genéticamente diferenciadas como las que mantienen similar estructura gracias al abundante flujo génico presentan diferencias morfométricas en variables como el pico, el ala o la cola.

REFERENCIAS

- Abbot I. 1974. Morphological changes in isolated populations of some passerine bird species in Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 6: 153-168.
- Alisauskas RT. 1998. Winter range expansions and relationships between landscape and morphometrics of mid-continent lesser snow geese. *Auk* 115: 851-862.
- Amos W, Harwood J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences* 353: 177-186.
- Arizaga J, Campos F, Alonso D. 2006 Variations in wing morphology among subspecies might reflect different migration distances in bluethroat. *Ornis Fennica* 83: 162–169.
- Ausband DE, Foresman KR. 2007. Dispersal, survival and reproduction of wild-born, yearling swift foxes in a reintroduced population. *Canadian Journal of Zoology* 85: 185-189.
- Avise JC 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman Hall, Nueva York, Estados Unidos.
- Baker HG. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997–1010.
- Banks PB, Norrdahl K, Nordstrom M, Korpimaki E. 2004. Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. *Oikos* 105: 79-88.
- Barbosa A, Møller AP. 1999. Aerodynamic cost of long tail in male barn swallows *Hirundo rustica* and the evolution of sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology* 10: 128-135.
- Barrientos R, Barbosa A, Valera F, Moreno E. 2007. Temperature but not rainfall influences timing of breeding in a desert bird, the trumpeter finch (*Bucanetes githagineus*). *Journal of Ornithology* 148: 411-416.

- Barrientos R, Kvist L, Barbosa A, Valera F, López-Iborra GM, Moreno E. 2009. Colonization patterns and genetic structure of peripheral populations of the trumpeter finch (*Bucanetes githagineus*) from Northwest Africa, the Canary Islands and the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 36: 210-219.
- Barton DP. 1997. Introduced animals and their parasites: the cane toad, *Bufo marinus*, in Australia. *Australian Journal of Ecology* 22: 316–324.
- Beebee T, Rowe G. 2004. An introduction to molecular ecology. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Beerli P. 2002. MIGRATE documentation. Version 2.0. Disponible en: <http://popgen.scs.fsu.edu/migrate.html> (último acceso: 12/06/2008).
- Benkman CW, Holimon WC, Smith JW. 2001. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution* 55: 282-294.
- Bensch S, Hasselquist D. 1999. Phylogeographic population structure of great reed warblers: an analysis of mtDNA control region sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 171–185.
- Bensch S, Price T, Khon J. 1997. Isolation and characterization of microsatellite loci in a *Phylloscopus* warbler. *Molecular Ecology* 6: 91-92.
- Berggren A. 2005. Effect of the blood-sucking mite *Ornithonyssus bursa* on chick growth and fledging rate in the North Island Robin. *New Zealand Journal of Ecology* 2: 246-250.
- BirdLife International. 2004. Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. BirdLife Internacional, Cambridge, Reino Unido.
- Björdal H. 1983. Effects of deep freezing, freeze-drying and skinning on body dimensions of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Cinclus* 6: 105-108.

- Blanco G, Cuevas JA, Fargallo JT. 1998. Breeding density and distribution of choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax* nesting in river cliffs: the role of nest site availability. *Ardea* 86: 237-244.
- Blanco G, Fías O. 2001. Symbiotic feather mites synchronize dispersal and population growth with host sociality and migratory disposition. *Ecography* 24: 113-120.
- Bleiweiss R. 1999. Joint effects of feeding and breeding behaviour on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 2491-2497.
- Bleiweiss R. 2001. Asexual expression of transsexual phenotypes in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 639-646.
- Blondel J. 2000. Evolution and ecology of birds on islands: trends and prospects. *Vie et Milieu* 50: 205-220.
- Blondel J, Chessel D, Frochot B. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology* 69: 1899-1917.
- Blows MW, Hoffmann AA. 1993. The genetics of central and marginal populations of *Drosophila serrata*. 1. Genetic variation for stress resistance and species borders. *Evolution* 47:1255-1270.
- Boag PT, Grant PR. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science* 214:82-85.
- Bosque C, Bosque MT. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *American Naturalist* 145: 234-260.
- Brewer AM, Gaston KJ. 2003. The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 72: 82-93.
- Bridle JR, Vines TH. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology and Evolution* 22: 140-147.

- Broderick D, Idaghdour Y, Korrida A, Hellmich J. 2003. Gene flow in great bustard populations across the Strait of Gibraltar as elucidated from excremental PCR and mtDNA sequencing. *Conservation Genetics* 4: 793-800.
- Brown JL, Li SH, Bhagabati N. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 5565-5569.
- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Calmaestra RG, Moreno E. 1998. Ecomorphological patterns related to migration in the genus *Sylvia*: an osteological analysis. *Ardeola* 45: 21-27.
- Carrascal LM, Alonso CL. 2005. Censo de aves estepáricas en las islas orientales del archipiélago canario. Informe Técnico. Consejería de Medio Ambiente de Canarias, Tenerife, España.
- Carrascal LM, Moreno E, Valido A. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) – a test of convergence and ecomorphological hypothesis. *Evolutionary Ecology* 8: 25-35.
- Carrillo CM. 2007. Ecología, morfología y fisiología de una especie de ave subdesértica: *Bucanetes githagineus*. Tesis Doctoral, Universidad de Almería, España.
- Carrillo CM, Barbosa A, Valera F, Barrientos R, Moreno E. 2007a. Northward expansion of a desert bird: effects of climate change? *Ibis* 149: 166-169.
- Carrillo CM, Valera F, Barbosa A, Moreno E. 2007b. Thriving in an arid environment: high prevalence of avian lice in low humidity conditions. *Ecoscience* 14: 241-249.

- Carrillo CM, Moreno E, Valera F, Barbosa A. 2007c. Seed selection by the Trumpeter finch, *Bucanetes githagineus*. What currency does this arid land species value? *Annales Zoologici Fennici* 44: 377-386.
- Casas-Crivillé A, Valera F. 2005. European Bee-eater (*Merops apiaster*) as an ecosystem engineer in arid environments. *Journal of Arid Environments* 60: 227-238.
- Castella V, Ruedi M, Excoffier L, Ibañez C, Arlettaz R, Hausser J. 2000. Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Molecular Ecology* 9: 1761-1772.
- Castillo C, Martín-González E, Coello JJ. 2001. Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 166: 277-291.
- Castroviejo S, Laínz M, López-González G, Montserrat P, Muñoz-Garmendia F, Paiva J, Villar L. 1990. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol II. Real Jardín Botánico, Madrid, España.
- Castroviejo S, Aedo C, Gómez-Campo C, Laínz M, Montserrat P, Morales R, Muñoz-Garmendia F, Nieto-Feliner G, Rico E, Talavera S, Villar L. 1996. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol IV. Real Jardín Botánico, Madrid, España.
- Clark RG, Shutler D. 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest site use by ducks? *Ecology* 80: 272-287.
- Clarke AL, Sæther BE, Roskaft E. 1997. Sex biases in avian dispersal, a reappraisal. *Oikos* 79: 429-438.
- Clayton DH, Drown DM. 2001. Critical evaluation of five methods for quantifying chewing lice (insecta: Phthiraptera). *Journal of Parasitology* 87: 1291-1300.

- Clegg SM, Degnan SM, Moritz C, Estoup A, Kikkawa J, Owens IPF. 2002. Microevolution in island forms: the roles of drift and directional selection in morphological divergence of a passerine bird. *Evolution* 56: 2090-2099.
- Clegg SM, Owens IPF. 2002. The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1359-1365.
- Coe SJ, Rotenberry JT. 2003. Water availability affects clutch size in a desert sparrow. *Ecology* 84: 3240-3249.
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721-733.
- Colautti RI, Muirhead JR, Biswas RN, MacIsaac HJ. 2005. Realized vs apparent reduction in enemies of the European starling. *Biological Invasions* 7: 723-732.
- Cornuet JM, Luikart G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001-2014.
- Cramp S, Perrins CM (Eds). 1994. The birds of the Western Palearctic, Vol. 8. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Daan S, Dijkstra C, Tinbergen JM. 1990. Family-planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 83-116.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London, Reino Unido.
- Dawson A, King VM, Bentley GE, Ball GF. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365-380.
- Dhondt AA, Eyckerman R. 1979. Temperature and date of laying by tits *Parus spp.* *Ibis* 121: 329-331.
- Dias PC. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326-330.

- Díaz JA, Pérez-Tris J, Bauwens D, Pérez-Aranda D, Carbonell R, Santos T, Tellería JL. 2007. Reproductive performance of a lacertid at the core and periphery of specie's range. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 87-96.
- Dieringer D, Schlötterer C. 2002. Microsatellite analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for microsatellite data sets. *Molecular Ecology Notes* 3: 167–169.
- Dietzen C, Witt HH, Wink M. 2003. The phylogeographic differentiation of the European robin *Erithacus rubecula* of the Canary Islands revealed by mitochondrial DNA sequence data and morphometrics: evidence for a new robin taxon on Gran Canaria? *Avian Science* 3: 115-131.
- Dobson AP. 1988. Restoring island ecosystems: potential of parasites to control introduced mammals. *Conservation Biology* 2: 31-39.
- Dobson AP, May RM. 1986. Patterns of invasions by pathogens and parasites. En: Mooney HA, Drake JA (Eds). *Ecology and biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Dunn P. 2004. Breeding dates and reproductive performance. *Advances in Ecological Research* 35: 69-87.
- Durden LA. 1995. Fleas (Siphonaptera) of cotton mice on a Georgia barrier island: a depauperate fauna. *Journal of Parasitology* 81: 526-529.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns OL. 2000. Climate extremes: Observations, modelling, and impacts. *Science* 289: 2068-2074.
- Eggers S, Griesser M, Ekman J. 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behavioral Ecology* 16: 309-315.
- Eggers S, Griesser M, Nystrand M, Ekman J. 2006. Predation risk induces changes in nest site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 273: 701-706.

- Estoup A, Beaumont M, Sennedot F, Moritz C, Cornuet JM. 2004. Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution* 58: 2021-2036.
- Etchécopar RD, Hüe F. 1964. Les oiseaux du Nord de l'Afrique. Editorial N. Boubée, Paris, Francia.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Fabbri E, Miquel C, Lucchini V, Santini A, Caniglia R, Duchamp C, Weber JM, Lequette B, Marucco F, Boitani L, Fumagalli L, Taberlet P, Randi, E. 2007. From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology* 16: 1661-1671.
- Fargallo JA. 2004. Latitudinal trends of reproductive traits in the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ardeola* 51: 177-190.
- Fernández-Ordóñez JC, Pérez-Contreras J. 2006. Situación del Camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus zedlitzii*) en la provincia de Granada (SE España). *Revista de Anillamiento* 16-17: 71-72.
- Fiedler W. 2005. Ecomorphology of external flight apparatus of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behaviour. *Annals of New York Academy of Science* 1046: 253-263.
- Fisher RJ, Wiebe KL. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia* 147: 744-753.
- Fitzpatrick S. 1998. Intraspecific variation in wing length and male plumage coloration with migratory behaviour in continental and island populations. *Journal of Avian Biology* 29: 248-256.

- Fitzpatrick S. 1999. Tail length in birds in relation to tail shape, general flight ecology and sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 49-60.
- Foata J, Culioli JL, Marchand B. 2005. Helminth fauna of wild board in Corsica. *Acta Parasitologica* 50: 168-170.
- Fontaine JJ, Martin TE. 2006. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *American Naturalist* 168: 811-818.
- Foronda P, Valladares B, Rivera-Medina JA, Figueruelo E, Abreu N, Casanova C. 2004. Parasites of *Columbia livia* (Aves: Columbiformes) in Tenerife (Canary Islands) and their role in conservation biology of the laurel pigeons. *Parasite* 11: 311-316.
- Förschler MI, Kalko EKV. 2006. Breeding ecology and nest site selection in allopatric mainland Citril Finches *Carduelis [citrinella] citrinella* and insular Corsican Finches *Carduelis [citrinella] corsicanus*. *Journal of Ornithology* 147: 553-564.
- Forstmeier W, Weiss I. 2004. Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487-499.
- Freeman S, Jackson WM. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk* 107: 69-74.
- Freudenthal T, Meggers H, Henderiks J, Kuhlmann H, Moreno A, Wefer G. 2002. Upwelling intensity and filament activity off Morocco during last 250,000 years. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49: 3655-3674.
- Fromont E, Morvilliers L, Artois M, Pontier D. 2001. Parasite richness and abundance in insular and mainland feral cats: insularity or density? *Parasitology* 123: 143-151.
- Gangoso L, Donázar JA, Scholz S, Palacios CJ, Hiraldo F. 2006. Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation* 15: 2231-2248.

- García L. 1972. Primera nidificación verificada de *Rhodopechys githaginea* en el sur-oeste de Europa. *Ardeola* 16: 215-222.
- García JT, Arroyo BE. 2001. Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography* 24: 393-402.
- García-del-Rey E, Cresswell W. 2005. Density estimates, microhabitat selection and foraging behaviour of the endemic blue chaffinch *Fringilla teydea teydea* on Tenerife (Canary Islands). *Ardeola* 52: 305-317.
- García-del-Rey E, Cresswell W, Perrins CM, Gosler AG. 2007. Evolutionary trends and extreme cases of life history traits in the Canary Island blue tit *Cyanistes teneriffae* on oceanic islands (Canary Islands). *Ardeola* 54: 27-39.
- Gaston KJ. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 197-201.
- Glass JW, Fedynich AM, Small MF, Benn SJ. 2002a. Characteristics of the haemoproteid community in an expanding white-winged dove population. *Journal of Parasitology* 88: 74-78.
- Glass JW, Fedynich AM, Small MF, Benn SJ. 2002b. Helminth community structure in an expanding white-winged dove (*Zenaida asiatica asiatica*) population. *Journal of Wildlife Diseases* 38: 68-74.
- Godoy JA, Negro JJ, Hiraldo F, Donazar JA. 2004. Phylogeography, genetic structure and diversity in the endangered bearded vulture (*Gypaetus barbatus*, L.) as revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 13: 371-390.
- Goheen JR, Swihart RK, Robins JH. 2003. The anatomy of range expansion: changes in cranial morphology and rates of energy extraction for North American red squirrels from different latitudes. *Oikos* 102: 33-44.

- Gómez-Díaz E, Navarro J, González-Solís J. 2008. Ectoparasite community on three closely related seabird hosts: a multiscale approach combining ecological and genetic data. *Ecography* 31: 477-489.
- González G, Sorci G, Møller AP, Ninni P, Haussy C, de Lope F. 1999. Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Animal Ecology* 68: 1225-1234.
- Gosler AG. 1987a. Sexual dimorphism in the summer bill length of the Great Tit. *Ardea* 75: 91-98.
- Gosler AG. 1987b. Pattern and process in the bill morphology of the great tit *Parus major*. *Ibis* 129: 451-476.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Disponible en: <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm> (último acceso: 12/06/2008).
- Goüy de Bellocq J, Morand S, Feliu C. 2002. Patterns of parasite species richness of Western Palearctic micro-mammals: island effects. *Ecography* 25: 173-183.
- Graf A, Kuttler W, Werner J. 2008. Mulching as a means of exploiting dew for arid agriculture? *Atmospheric Research* 87: 369-376.
- Grant PR. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution* 19: 355-367.
- Grant PR. 1968. Bill size, body size and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology* 17: 319-333.
- Grant PR. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Grant PR (Ed). 1998. Evolution on islands. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

- Grant PR. 2006. An overview of feeding specialization and generalization on islands. *Acta Zoologica Sinica* 52 Suppl: 249-252.
- Grant PR, Grant BR. 1995a. The founding of a new population of Darwin's finches. *Evolution* 49: 229-240.
- Grant PR, Grant BR. 1995b. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241-251.
- Grant PR, Grant BR. 2002. Unpredictable evolution in a 30-years study of Darwin's finches. *Science* 296: 707-711.
- Grant PR, Grant BR. 2003. Reversed sexual dimorphism in the beak of a finch. *Ibis* 145: 341-343.
- Greenwood JG. 2003. Measuring sexual size dimorphism in birds. *Ibis* 145: E124-E126.
- Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood PJ, Harvey PH. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.
- Grenier JL, Greenberg R. 2005. A biogeographic pattern in sparrow bill morphology: parallel adaptation to tidal marshes. *Evolution* 59: 1588-1595.
- Griffith SC, Stewart IRK, Dawson DA, Owens IPF, Burke T. 1999. Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an island effect? *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 303-316.
- Griffiths R, Double M, Orr K, Dawson R. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071-1075.
- Grinnell J. 1922. The role of the "accidental". *Auk* 39: 373-80.

- Guégan JF, Kennedy CR. 1996. Parasite richness sampling effort host range: the fancy three-piece jigsaw puzzle. *Parasitology Today* 12: 367-369.
- Guernaoui S, Boussaa S, Pesson B, Noumezzough. 2006. Nocturnal activity of phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) in a cutaneous leishmaniasis focus in Chichaoua, Morocco. *Parasitology Research* 98: 184-188.
- Guillaumet A, Pons JM, Godelle B, Crochet PA. 2006. History of the Crested Lark in the Mediterranean region as revealed by mtDNA sequences and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 645-656.
- Guo Q, Taper M, Schoenberger M, Brandle J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos* 108: 47-57.
- Haag CR, Saastamoinen M, Marden JH, Hanski I. 2005. A candidate locus for variation in dispersal rate in a Butterfly metapopulation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 272: 2449-2456.
- Hakkarainen H, Huhta E, Koskela E, Mappes T, Soveri T, Suorsa P. 2007. Eimeria-parasites are associated with lowered mother's and offspring's body condition in island and mainland populations of bank vole. *Parasitology* 134: 23-31.
- Hakkarainen H, Ilmonen P, Koivunen V, Korpimäki E. 2001. Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia* 126: 355-359.
- Halupka K. 1998. Partial nest predation in an altricial bird selects for the accelerated development of young. *Journal of Avian Biology* 29: 129-133.
- Halupka L. 1999. Nest defence in an altricial bird with uniparental care: influence of offspring age, brood size, stage of the breeding season and predator type. *Ornis Fennica* 76: 97-105.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.

- Hansson B, Bensch S, Hasselquist D, Lillandt BG, Wennerberg L, Von Schantz T. 2000. Increase of genetic variation over time in a recently founded population of great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) revealed by microsatellites and DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* 9: 1529-1538.
- Hedrick A, Temeles T. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 136–138.
- Hegazy AK. 2001. Reproductive diversity and survival of the potential annual *Diplotaxis harra* (Forssk.) Boiss (*Brassicaceae*) in Egypt. *Ecography* 24: 403-412.
- Heim de Balsac H, Mayaud N. 1962. Les oiseaux du nord-ouest de l'Afrique. Lechevalier, Paris, Francia.
- Hemborg C, Sanz JJ, Lundberg A. 2001. Effects of latitude on the trade-off between reproduction and moult: a long term study with pied flycatcher. *Oecologia* 129: 206-212.
- Hendry AP, Grant PR, Grant BR, Ford HA, Brewer MJ, Podos J. 2006. Possible human impacts on adaptive radiation: beak size bimodality in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 273: 1887-1894.
- Herborg LM, Weetman D, Van Oosterhout C, Hanfling B. 2007. Genetic population structure and contemporary dispersal patterns of a recent European invader, the Chinese crab, *Eriocheir sinensis*. *Molecular Ecology* 16: 231-242.
- Hess G. 1996. Disease in metapopulation models: implications for conservation. *Ecology* 77: 1617-1632.
- Hewitt GM. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Hill JK, Thomas CD, Blakeley DS. 1999. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia* 121: 165-170.

- Hines JE, Sauer JR. 1989. Program CONTRAST. A General Program for the Analysis of Several Survival or Recovery Rate Estimates. US Fish & Wildlife Service, Fish & Wildlife Technical Report 24, Washington, Estados Unidos.
- Hoffmann AA, Blows MW. 1994. Species borders – Ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 223-227.
- Holm S. 1979. A simple sequentially rejective Bonferroni Test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Hoset KS, Espmark Y, Moksnes A, Haugan T, Ingebrigtsen M, Lier M. 2005. Effect of ambient temperature on food provisioning and reproductive success in snow bunting *Plectrophenax nivalis* in the high arctic. *Ardea* 92: 239-246.
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.
- Idaghdour Y, Broderick D, Korrida A, Chbel F. 2004. Mitochondrial control region diversity of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* complex and genetic structure along the Atlantic seaboard of North Africa. *Molecular Ecology* 13: 43-54.
- Illera JC. 2001. Habitat selection by the Canary Island stonechat (*Saxicola dacotidae*) (Meade-Waldo, 1889) in Fuerteventura Island: a two-tier habitat approach with implications for its conservation. *Biological Conservation* 97: 339-345.
- Illera JC, Díaz M. 2006. Reproduction in an endemic bird of a semiarid island: a food mediated process. *Journal of Avian Biology* 37: 447-456.
- Illera JC, Díaz M, Nogales M. 2006. Ecological traits influence the current distribution and range of an island endemic bird. *Journal of Biogeography* 33: 1192-1201.
- Illera JC, Emerson BC, Richardson DS. 2007. Population history of Berthelot's pipit: colonization, gene flow and morphological divergence in Macaronesia. *Molecular Ecology* 16: 4599-4612.

- Immelmann K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. En: Avian Biology. Farner DS, King JR, Parkes KC (Eds). Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis. En: Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marguist M, Averyt KB, Tignor M, Miller HM. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Jacobs JD, Wingfield JC. 2000. Endocrine control of life-cycle stages: a constraint on response to environment? *Condor* 102: 35-51.
- Järvinen A. 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 131: 572-577.
- Johnson DH. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651-661.
- Jovani R, Serrano D, Frías O, Blanco G. 2006. Shift in feather mite distribution during the molt of passerines: the case of barn swallows (*Hirundo rustica*). *Canadian Journal of Zoology* 84: 729-735.
- Jovani R, Tella JL. 2006. Parasite prevalence and sample size: misconceptions and solutions. *Trends in Parasitology* 22: 214-218.
- Juan C, Emerson BC, Oromí P, Hewitt GM. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 104-109.
- Juste J, Ibáñez C, Muñoz J, Trujillo D, Benda P, Karatas A, Ruedi M. 2004. Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palearctic and Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3: 114-1126.
- Keller LF, Jeffery KJ, Arcese P, Beaumont MA, Hochacka WM, Smith JNM, Bruford MW. 2001. Immigration and the ephemerality of a natural population bottleneck: evidence

from molecular markers. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 1387-1394.

Kirkpatrick M, Barton NH. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150: 1-23.

Kleindorfer S, Hoi H, Ille R. 1997. Nestling growth patterns and antipredator responses: a comparison between four *Acrocephalus* warblers. *Biologia* 52: 677-685.

Kvist L, Broggi J, Illera JC, Koivula K. 2005. Colonization and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 501-511.

Kvist L, Arbabi T, Päckert M, Orell M, Martens J. 2007. Population differentiation in the marginal populations of the great tit (Paridae: *Parus major*). *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 201-210.

Lack D. 1950. The breeding seasons of European birds. *Ibis* 92: 288-316.

Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Chapman & Hall, Londres, Reino Unido.

Lawton JH. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 409-413.

Lessells CM, Boag PT. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116-121.

Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.

Li SH, Brown JL. 1999. Influence of climate on reproductive success in Mexican Jays. *Auk* 116: 924-936.

Lindenfors P, Nunn CL, Jones KE, Cunningham AA, Sechrest W, Gittleman JL. 2007. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography* 16: 496-509.

- Liu H, Stiling P. 2006. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological invasions* 8: 1535-1545.
- Lloyd P. 1999. Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis* 141: 637-643.
- Lloyd P, Little RM, Crowe TM. 2000. Investigator effects on the nesting success of arid-zone birds. *Journal of Field Ornithology* 71: 227-235.
- Lõhmus A, Remm J. 2005. Nest quality limits the number of hole-nesting passerines in their natural cavity-rich habitat. *Acta Oecologica* 27: 125-128.
- López-Darias M, Lobo JM. 2008. Factors affecting invasive species abundance: the Barbary ground squirrel on Fuerteventura Island. *Zoological Studies* 47: 268-281.
- López-Iborra GM, Pinheiro RT, Sancho C, Martínez A. 2004. Nest size influences nest predation risk in two coexisting *Acrocephalus* Warblers. *Ardea* 92: 85-91.
- López-Iborra GM, Rodríguez-Jerez MA, Gómez-Picazo JA, Gómez-Ríos JA, Zaragozí-Llenes A. 2006. El camachuelo trompetero en la provincia de Alicante. *Las Aves en Alicante. Anuario Ornitológico de Alicante 2001-2003*. SEO-Alicante (Ed). SEO-Alicante, Alicante, España.
- Lynch M, Hill WG. 1986. Phenotypic evolution by neutral mutation. *Evolution* 40: 915-935.
- Manrique J, Ballesteros G, Barone R., López-Iborra, G. 2003. Camachuelo Trompetero *Bucanethes githagineus*. En: Atlas de las aves reproductoras de España. Martí R, del Moral JC (Eds). DGCONA-SEO, Madrid, España.
- Manrique J, Ballesteros G, López-Iborra, G. 2005. Camachuelo Trompetero, *Bucanetes githagineus zedlitzii*. En: Libro rojo de las aves de España. Madroño A, González C, Atienza JC (Eds). DGCONA-SEO/BirdLife, Madrid, España.

- Marshall HD, Baker AJ. 1999. Colonization history of Atlantic island Common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 201-212.
- Martí R, del Moral JC (Eds). 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. DGCONA-SEO, Madrid, España.
- Martin JL. 1992. Niche expansion in an insular bird community: an autecological perspective. *Journal of Biogeography* 19: 375-381.
- Martin TE. 1987. Food as limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Martin TE. 1988. On the advantage of being different. Nest predation and the coexistence of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 85: 2196-2199.
- Martin TE. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin TE. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin JL, Joron M. 2003. Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos* 102: 641-653.
- Martin TE, Li PJ. 1992. Life-history traits of open-nesting vs cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579- 592.
- Martín A, Lorenzo JA. 2001. Aves del archipiélago canario. Francisco Lemus editor, La Laguna, España.
- Martin PR, Martin TE. 2001. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology* 82: 189-206.

- Martín A, Hernández E, Nogales M, Quilis V, Trujillo O, Delgado G. 1990. El libro rojo de los vertebrados terrestres de Canarias. Servicio de publicaciones de la Caja General de Ahorros de Canarias, Santa Cruz de Tenerife, España.
- Martínez JG, Soler JJ, Soler M, Møller AP, Burke T. 1999. Comparative population structure and gene flow of a brood parasite, the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*), and its primary host, the magpie (*Pica pica*). *Evolution* 53: 269-278.
- Martínez-Abraín A, Oro D, Forero MG, Conesa D. 2003. Modelling temporal and spatial colony-site dynamics in a long-lived seabird. *Population Ecology* 45: 133-139.
- Matthysen E. 1989. Seasonal variation in bill morphology of nuthatches *Sitta europaea*: dietary adaptations or consequences? *Ardea* 77: 117-125.
- Matthysen E, Dhondt AA, Adriaensen F. 1991. Sexual dimorphism in bill length and breeding success in great and blue tits (*Parus major*, *P. caeruleus*). *Ornis Scandinavica* 22: 171-173.
- Mayfield H. 1975. Suggestions for calculation nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.
- McCarty JP. 2001. Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *Auk* 118: 176-190.
- McClure HE. 1989. Occurrence of feather mites (Proctophyllodidae) among birds of Ventura Country lowlands, California. *Journal of Field Ornithology* 60: 431-450.
- Medina FM, López-Darias M, Nogales M, García R. 2008. Food habits of feral cats (*Felis silvestris catus* L.) in insular semiarid environments (Fuerteventura, Canary Islands). *Wildlife Research* 35: 162-169.
- Meijer T, Nienaber U, Langer U, Trillmich F. 1999. Temperature and timing of egg-laying of European Starlings. *Condor* 101: 124-132.
- Meiri S, Dayan T, Simberloff D. 2005. Area, isolation and body size in insular carnivores. *Ecology Letters* 8: 1211-1217.

- Merilä J, Björklund M, Baker AJ. 1997. Historical demography and present day population structure of the greenfinch, *Carduelis chloris*—an analysis of mtDNA control-region sequences. *Evolution* 51: 946–956.
- Merino S, Barbosa A, Moreno J, Potti J. 1997. Absence of haematozoa in a wild chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica* population. *Polar Biology* 18: 227-228.
- Mezquida ET. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal of Ornithology* 145: 16-22.
- Mezquida ET, Marone L. 2002. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean Woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313-320.
- Milazzo C, De Bellocq JG, Cagnin M, Casanova JC, Di Bella C, Feliu C, Fons R, Morand S, Santalla F. 2003. Helminths and ectoparasite of *Rattus rattus* and *Mus musculus* from Sicily, Italy. *Comparative Parasitology* 70: 199-204.
- Minakawa N, Sonye G, Guiyun Y. 2005. Relationships between occurrence of *Anopheles gambiae* s.l. (Diptera: Culicidae) and size and stability of larval habitats. *Journal of Medical Entomology* 42: 295-300.
- Møller AP. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 322: 640-642.
- Møller AP. 1990. Effects of parasitism by hematophagous mites *Ornithonyssus bursa* on reproduction in the barn swallow. *Ecology* 71: 2345-2357.
- Møller AP. 1995. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments of birds from marginal and central populations. *American Naturalist* 145: 316-327.
- Møller AP. 2005. Parasites, predators and the duration of developmental periods. *Oikos* 111: 291-301.
- Møller AP, Erritzøe J. 1996. Parasite virulence and host immune defense: host immune response is related to nest reuse in birds. *Evolution* 50: 2066-2072.

- Møller AP, De Lope F, Caballero JML. 1995. Foraging costs of tail ornament. Experimental evidence from two populations of barn swallows *Hirundo rustica* with different degrees of sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 289-295.
- Moore RP, Robinson WD, Lovette IJ, Robinson TR. 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters* 11: 960-968.
- Moro D, Lloyd ML, Smith AL, Shellam GR, Lawson MA. 1999. Murine viruses in an island population of introduced house mice and endemic short-tailed mice in Western Australia. *Journal of Wildlife Diseases* 35: 301-310.
- Moro D, Lawson MA, Hobbs RP, Thompson RCA. 2003. Pathogens of house mice on arid Boullanger Islands and subantarctic Macquarie Island, Australia. *Journal of Wildlife Diseases* 39: 762-771.
- Morrison SA, Bolger DT. 2002. Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predation-mediated processes. *Oecologia* 133: 315-324.
- Moyer BR, Drown DM, Clayton DH. 2002a. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97: 223-228.
- Moyer BR, Gardiner DW, Clayton DH. 2002b. Impact of feather molt on ectoparasites: looks can be deceiving. *Oecologia* 131: 203-210.
- Murphy MT. 1986. Temporal components of reproductive variability in Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *Ecology* 67: 1483-1492.
- Nebel S. 2005. Latitudinal clines in bill length and sex ratio in a migratory shorebird: a case of resource partitioning? *Acta Oecologica* 28: 33-38.
- Newton I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities. A review. *Ibis* 136: 397-411.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, Londres, Reino Unido.

- Nogales M, González C. 2005. Los vertebrados. En: Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura. Rodríguez O (Coord). Cabildo de Fuerteventura-Gobierno de Canarias, Puerto del Rosario, España.
- Nordström M, Kopimäki E. 2004. Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. *Journal of Animal Ecology* 73: 424-433.
- Okes NC, Hockey PAR, Cumming GS. 2008. Habitat use and life history as predictors of bird responses to habitat change. *Conservation Biology* 22: 151-162.
- Onrubia-Pintado J. 1987. Les cultures préhistoriques des Îles Canaries état de la question. *Anthropologie* 91: 653-678.
- Ortego J, Aparicio JM, Calabuig G & Cordero PJ. 2007. Increase of heterozygosity in a growing population of lesser kestrels. *Biology Letters* 3: 585-588.
- Päckert M, Dietzen C, Martens J, Wink M, Kvist L. 2006. Radiation of Atlantic goldcrests *Regulus regulus* spp: evidence of a new taxon from the Canary Islands. *Journal of Avian Biology* 37: 364-380.
- Palomo LJ, Gisbert J. (Eds). 2002. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. DGCONA-SECEM-SECEMU, Madrid, España.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-669.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- Pascual J, Senar JC. 1997. La medición del tamaño corporal en aves. *Etología* 15: 9-16.
- Peinado M, Alcaraz F, MartínezLaborde JB. 1995. Vegetation of Southeastern Spain. J. Cramer, Berlín, Alemania.

- Peinado M, Alcaraz F, Martínez-Parras JM. 1992. Vegetation of Southeastern Spain. Flora et Vegetatio Mundi X. J. Cramer, Berlín, Alemania.
- Penloup A, Martin JL, Gory G, Brunstein D, Bretagnolle V. 1997. Distribution and breeding success of pallid swifts, *Apus pallidus*, on Mediterranean islands: nest predation by roof rat, *Rattus rattus*, and nest site quality. *Oikos* 80: 78-88.
- Pérez-Contreras J, Fernández-Ordóñez JC. 2006. Camachuelo trompetero (*Bucanetes githagineus zedlitzii*): una población nidificante en la provincia de Granada (S de España). *Acta Granatense* 4: 67-70.
- PerezGarcia F, Iriando JM, MartínezLaborde JB. 1995. Germination behaviour in seeds of *Diploaxis erucoides* and *D. virgata*. *Weed Research* 35: 495-502.
- Pérez-Tris J, Carbonell R, Tellería JL. 2000. Abundance distribution, morphological variation and juvenile conditions of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary. *Journal of Biogeography* 27: 879-888.
- Pérez-Tris J, Tellería JL. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology* 32: 207-213.
- Pestano J, Brown RP, Rodríguez F, Moreno A. 2000. Mitochondrial DNA control region diversity in the endangered blue chaffinch, *Fringilla teydea*. *Molecular Ecology* 9: 1421-1425.
- Piertney SB, Marquiss M, Summers R. 1998. Characterization of tetranucleotide microsatellite markers in the Scottish crossbill (*Loxia scotica*). *Molecular Ecology* 7: 1261-1263.
- Piry S, Luikart G, Cornuet, JM. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90: 502-503.

- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A. 2004. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first generation migrants detection. *Journal of Heredity* 95: 536-539.
- Pleguezuelos JM, Márquez R, Lizana M. 2004. Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. DGCONA-AHE, Madrid, España.
- Potti J, Merino S. 1996. Causes of hatching failure in the Pied Flycatcher. *Condor* 98: 328-336.
- Poulin R. 1998. Large-scale patterns of host use by parasites of freshwater fishes. *Ecology Letters* 1: 118-128.
- Poulin R. 2004. Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology* 5: 423-434.
- Poulin R, Morand S. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75: 277-293.
- Poulin R, Rohde K. 1997. Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia* 110: 278-283.
- Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 385-390.
- Price TD. 1984. The evolution of sexual size dimorphism in Darwin finches. *American Naturalist* 123: 500-518.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Pulliam HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Randford AN, Du Plessis MA. 2003. Bill dimorphism and foraging niche partitioning in the green woodhoopoe. *Journal of Animal Ecology* 72: 258-269.
- Reiczigel J, Rózsa L. 2005. Quantitative Parasitology 3.0. Budapest, Hungría.

- Reid JM, Monaghan P, Ruxton GD. 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267: 37-41.
- Remeš V. 2005. Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 326-332.
- Remeš V, Martin TE. 2002. Environmental influences of the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* 56: 2505-2518.
- Rice RR, Hostert EE. 1993. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution* 47: 1637-1653.
- Ricklefs RE. 1989. Nest predation and the species-diversity of birds. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 184-186.
- Rising JD, Somers KM. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk* 106: 666-674.
- Rodríguez B, Rodríguez A. 2007. Breeding biology of Grey Wagtail *Motacilla cinerea* on Tenerife, Canary Islands. *Acta Ornithologica* 42: 195-199.
- Rohde I. 1993. Ecology of Marine Parasites. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Roos S, Pärt T. 2004. Nest predator affect to spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology* 73: 117-127.
- Root T. 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography* 15: 489-505.
- Rudolph D. 1983. The water-vapour uptake system of the Phthiraptera. *Journal of Insect Physiology* 29: 15-25.
- Sæther BE. 1996. Evolution of avian histories- does nest predation explain it al? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 311-312.

- Saetre GP, Borge T, Moum T. 2001. A new bird species? The taxonomic status of “the Atlas Flycatcher” assessed from DNA sequence analysis. *Ibis* 143: 494-497.
- Salzburger W, Martens J, Sturmbauer C. 2002. Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 24: 19-25.
- Sambrook J, Russell DW. 2001. Molecular cloning. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring, Harbor, Estados Unidos.
- Sánchez S, Cuervo J, Moreno E. 2008. Suitable cavities as a scarce resource for both cavity and noncavity nesting birds in managed temperate forests. A case study in the Iberian peninsula. *Ardeola* 54: 261-274.
- Sánchez E, Gallardo C, Gaertner MA, Arribas A, Castro M. 2004. Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: a first approach. *Global Planet Change* 44: 163-180.
- Sánchez-Lafuente AM, Valera F, Godino A, Muela F. 2001. Natural and human-mediated factors in the recovery and subsequent expansion of the Purple swamphen *Porphyrio porphyrio* L. (Rallidae) in the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation* 10: 851-867.
- Sanz JJ. 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 139: 107-114.
- Sanz JJ. 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits. *Auk* 115: 1034-1051.
- Sanz JJ. 1999. Seasonal variation in reproductive success and post-nuptial moult of blue tits in southern Europe: an experimental study. *Oecologia* 121: 377-382.

- Schekkerman H, Van Roomen MWJ, Underhill LG. 1998. Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86: 153-168.
- Scheuerlein A, Ricklefs RE. 2004. Prevalence of blood parasites in European passeriform birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 1363-1370.
- Schmidt KH. 1984. Spring temperature and time of laying in tits. *Journal für Ornithologie* 125: 321-332.
- Schmidt KA, Ostfeld RS. 2003. Songbird populations in fluctuating environments: predator response to pulsed resources. *Ecology* 84: 406-415.
- Schutz W, Milberg P. 1997. Seed germination in *Launaea arborescens*: a continuously flowering semi-desert shrub. *Journal of Arid Environments* 36: 113-122.
- Scott SN, Clegg SM, Blomberg SP, Kikkawa J, Owens IPF. 2003. Morphological shifts in island-dwelling birds: the roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution* 57: 2147-2156.
- Segovia JM, Torres J, Miquel J, Sospedra E, Guerrero R, Feliu C. 2007. Analysis of helminth communities of the pine marten, *Martes martes*, in Spain: mainland and insular data. *Acta Parasitologica* 52: 156-164.
- Senar JC, Pascual J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea* 85: 269-274.
- Serrano D, Astraín C. 2005. Microhabitat use and segregation of two sibling species of Calandrella larks during the breeding season: Conservation and management strategies. *Biological Conservation* 125: 391-397.
- Shea K, Cheason P. 2002 Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176.

- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Simkova A, Morand S, Matejusova I, Jurajda PV, Gelnar M. 2001. Local and regional influences on patterns of parasite species richness of central European fishes. *Biodiversity and Conservation* 10: 511-525.
- Simmons AD, Thomas CD. 2004. Changes in dispersal during species's range expansions. *American Naturalist* 164: 378-395.
- Skjelseth S, Ringsby TH, Tufto J, Jensen H, Sæther BE. 2007. Dispersal of introduced house sparrows *Passer domesticus*: an experiment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 274: 1763-1771.
- Slagsvold T. 1981. Clutch size and population stability in birds - A test of hypotheses. *Oecologia* 49: 213-217.
- Smales LR, Heinrich B, McKillup SC. 2004. The helminth parasites of *Melomys cervinipes* (Rodentia: Muridae: Hydromyinae). *Australian Journal of Zoology* 52: 65-80.
- Smith TB. 1987. Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* 71: 1246-1257.
- Smith TB, Calsbeek R, Wayne RK, Holder KH, Pires D, Bardeleben C. 2005. Testing alternative mechanisms of evolutionary divergence in an African rain forest passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 257-268.
- Smith TB, Wayne RK, Girman DJ, Bruford MW. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- Smits JE, Tella JL, Carrete M, Serrano D, López G. 2003. An epizootic of avian pox in endemic short-toed larks (*Callandrella rufescens*) and Berthelot's pipits (*Anthus bertheloth*) in the Canary Islands, Spain. *Veterinary Pathology* 42: 59-65.

- Snøeijts T, Van de Castele T, Adriaensen F, Matthysen E, Eens M. 2004. A strong association between immune responsiveness and natal dispersal in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: S199-S201.
- Söderström B. 2001. Seasonal change in Red-backed Shrike *Lanius collurio* territory quality- the role of nest predation. *Ibis* 143: 561-571.
- Söderström B, Part T, Ryden J. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia* 117: 108-118.
- Sonin MD. 1966. Filariata of animals and man and the diseases they cause, Part 1: Aprotoidea. [En ruso] *Osnovy Nematodologii* V: 17.
- Soutullo A, Limiñana R, Urios V, Surroca M, Gill JA. 2006. Density-dependent regulation of population size in colonial breeders: Allee and buffer effects in the migratory Montagu's harrier. *Oecologia* 149: 543-552.
- Spaulding AW, Mock KE, Schroeder MA, Warheit KI. 2006. Recency, range expansion, and unsorted lineages: implications for interpreting neutral variation in the sharp-tailed grouse (*Tympanuchus phasianellus*). *Molecular Ecology* 15: 2317-2332.
- Steadman DW, Greiner EC, Wood CS. 1990. Absence of blood parasites in indigenous and introduced birds from the Cook Islands, South-Pacific. *Conservation Biology* 4: 398-404.
- Suárez F, Herranz J, Yanes M, Sánchez AM, García JT, Manrique J. 2005. Variación estacional e interanual en la reproducción de cuatro alondras en España mediterránea: fecha y tamaño de puesta, tamaño de los huevos y asincronía de puesta. *Ardeola* 52: 103-117.
- Suárez F, Yanes M, Herranz J, Manrique J. 1993. Nature reserves and the conservation of Iberian shrubsteppe passerines: the paradox of nest predation. *Biological Conservation* 64: 77-81.

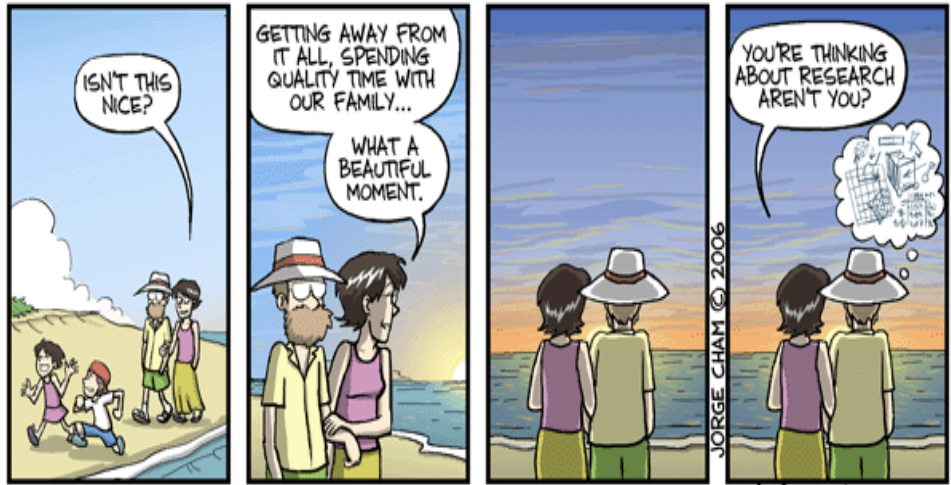
- Svenson L. 1992. Identification Guide to European Passerines. Uggå, Estocolmo, Suecia.
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-572.
- Temeles EJ, Pan IL, Brennan JL, Horwitt JN. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289: 441-443.
- Tella JL, Blanco G, Forero MG, Gajón A, Donázar JA, Hiraldo F. 1999. Habitat, World Geographic range, and embryonic development of hosts explain the prevalence of avian haematozoa at small spatial and phylogenetic scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 1785-1789.
- Tella JL, Vogeli M, Serrano D, Carrete M. 2005. Current status of threatened Dupont's lark *Chersophilus duponti* in Spain: overestimation, decline, and extinction of local populations. *Oryx* 39: 90-94.
- Tellería JL, Carbonell R. 1999. Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology* 30: 63-71.
- Thévenot M, Vernon R, Bergier P. 2003. *The birds of Morocco*. British Ornithologist' Union, Tring, Rein Unido.
- Thomas CD, Bodsworth EJ, Wilson RJ, Simmons AD, Davies ZG, Musche M, Conradt L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411: 577-581.
- Thompson RL, Forsman JT, Sardà-Palomera F, Monkkonen M. 2006. Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography* 29: 507-514.
- Tompkins DM, Dobson AP, Arneberg P, Begon ME, Cattadori IM, Greenman JV, Heesterbeek JAP, Hudson PJ, Newborn D, Pugliese A, Rizzoli AP, Rosà R, Rosso F, Wilson K. 2002. Parasites and host population dynamics. En: *The ecology of wildlife diseases*.

- Hudson PJ, Rizzoli A, Grenfell BT, Heesterbeek H, Dobson AP (Eds). Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- Torchin ME, Mitchell CE. 2004. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 183-190.
- Travis JM, Dytham C. 2002. Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research* 4: 1119-1129.
- Valera F, Carrillo CM, Barbosa A, Moreno E. 2003. Low prevalence of haematozoa in Trumpeter finch *Bucanetes githagineus* from south-eastern Spain: additional support for a restricted distribution of blood parasites in arid lands. *Journal of Arid Environments* 55: 209-213.
- Valera F, Rey P, Sánchez-Lafuente A, Muñoz-Cobo J. 1993. Expansion of Penduline Tit (*Remiz pendulinus*) through migration and wintering. *Journal für Ornithologie* 134: 273-282.
- Valera F, Wagner RH, Romero-Pujante M, Gutiérrez JE, Rey PJ. 2005. Dietary specialization on high protein seeds by adult and nestling serins. *Condor* 107: 29-40.
- Valiela I, Bowen JL. 2003. Shifts in winter distribution in birds: effects of global warming and local habitat change. *Ambio* 32: 76-480.
- Valkiūnas G. 2005. Avian malaria parasites and other haemosporidia. CRC Press, Boca Ratón, Estados Unidos.
- Valkiūnas G, Bensch S, Iezhova TA, Križanauskiene A, Hellgren O, Bolshakov CV. 2006. Nested cytochrome b PCR diagnostics underestimate mixed infections of avian blood Haemosporidian parasites: microscopy is still essential. *Journal of Parasitology* 92:418-422.

- Van den Bosch F, Hengeveld R, Metz JAJ. 1992. Analysing the velocity of animal range expansion. *Journal of Biogeography* 19: 135-150.
- Van Heezik Y, Saint Jalme M, Hémon S, Seddon P. 2002. Temperature and egg-laying experience influence breeding performance of captive female houbara bustards. *Journal of Avian Biology* 33: 63-70.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535–538.
- Vickery PD, Hunter ML, Wells JV. 1992. Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grasslands birds. *Oikos* 63: 281-288.
- Volponi S. 1999. Reproduction of a newly-established population of the great cormorant in northeastern Italy. *Waterbirds* 22: 263-273.
- Wallen K, Schneider JE. 1999. Reproduction in context: social and environmental influences on reproduction. MIT Press, Cambridge, Estados Unidos.
- Weir BS, Cockerham CC. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370.
- Werner TK, Sherry TW. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 84: 5506-5510.
- Whiteman NK, Matson KD, Bollmer JL, Parker PG. 2006. Disease ecology in the Galapagos Hawk (*Buteo galapagoensis*): host genetic diversity, parasite load and antibodies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 273: 797-804.
- Whittaker RJ. 1998. Island biogeography. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.

- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP. 1986. Habitat fragmentation. En: Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Soule ME (Ed). Sinauer Associates, Sunderland, Estados Unidos.
- Williamson M. 1996. Biological Invasions. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Wilson RE, McCracken KG. 2008. Specimen Shrinkage in Cinnamon Teal. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 390-392.
- Wingfield JC, Farner DS. 1980. Control for seasonal reproduction in temperate zone birds. *Progress in Reproductive Biology* 5: 62-101.
- Winker K. 1993. Specimen shrinkage in Tennessee Warblers and “Traill’s” Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* 64: 331-336
- With KA. 2004. Metapopulation dynamics: perspectives from landscape ecology. En: Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Hanski I, Gaggiotti O. (Eds). Elsevier, San Diego, Estados Unidos.
- With KA, Gardner RH, Turner MG. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151–169.
- With KA, Schrott GR, King AW. 2006. The implications of metalandscape connectivity for population viability in migratory songbirds. *Landscape Ecology* 21:157–167.
- Yanes M, Herranz J, Suárez F. 1996. Nest microhabitat selection in larks from a European semi-arid shrub-steppe: the role of sunlight and predation. *Journal of Arid Environments* 32: 469-478.
- Yanes M, Oñate JJ. 1996. Does predation affect nest site selection in larks? *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 51: 259-267.
- Yanes M, Suárez F. 1995. Nest predation patterns in ground-nesting passerines on the Iberian Peninsula. *Ecography* 18: 423-428.

- Yanes M, Suárez F. 1997. Nest predation and reproductive traits in small passerines: a comparative approach. *Acta Oecologica* 18: 413-426.
- Yom-Tov Y, Christie MI, Iglesias GJ. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor* 96: 170–177.
- Yu SL, Sternberg M, Kutiel P, Chen HW. 2007. Seed mass, shape, and persistence in the soil seed bank of Israeli coastal sand dune flora. *Evolutionary Ecology Research* 9: 325-340.
- Zann RA, Morton SR, Jones KR, Burley NT. 1995. The timing of breeding by Zebra finches in relation to rainfall in central Australia. *Emu* 95: 208-222.



www.phdcomics.com